

Gen 353

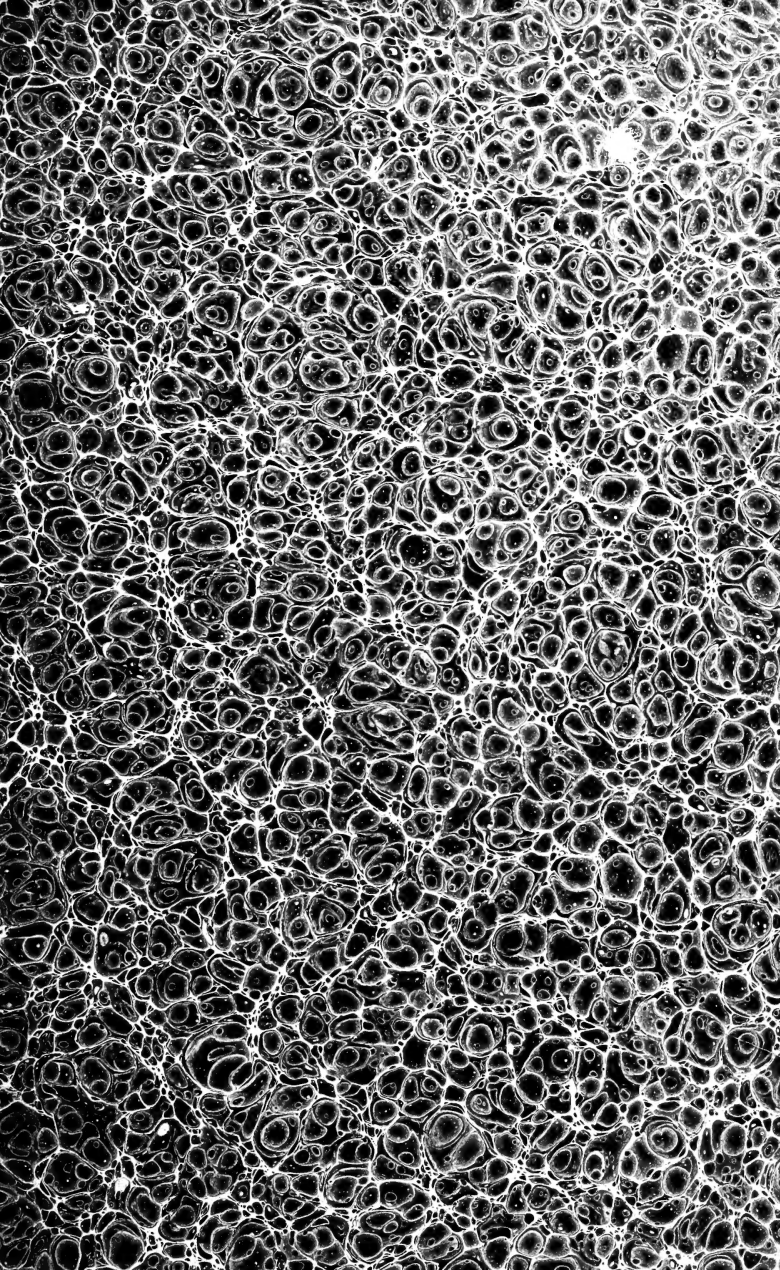
Library of the Museum
OF
COMPARATIVE ZOÖLOGY,

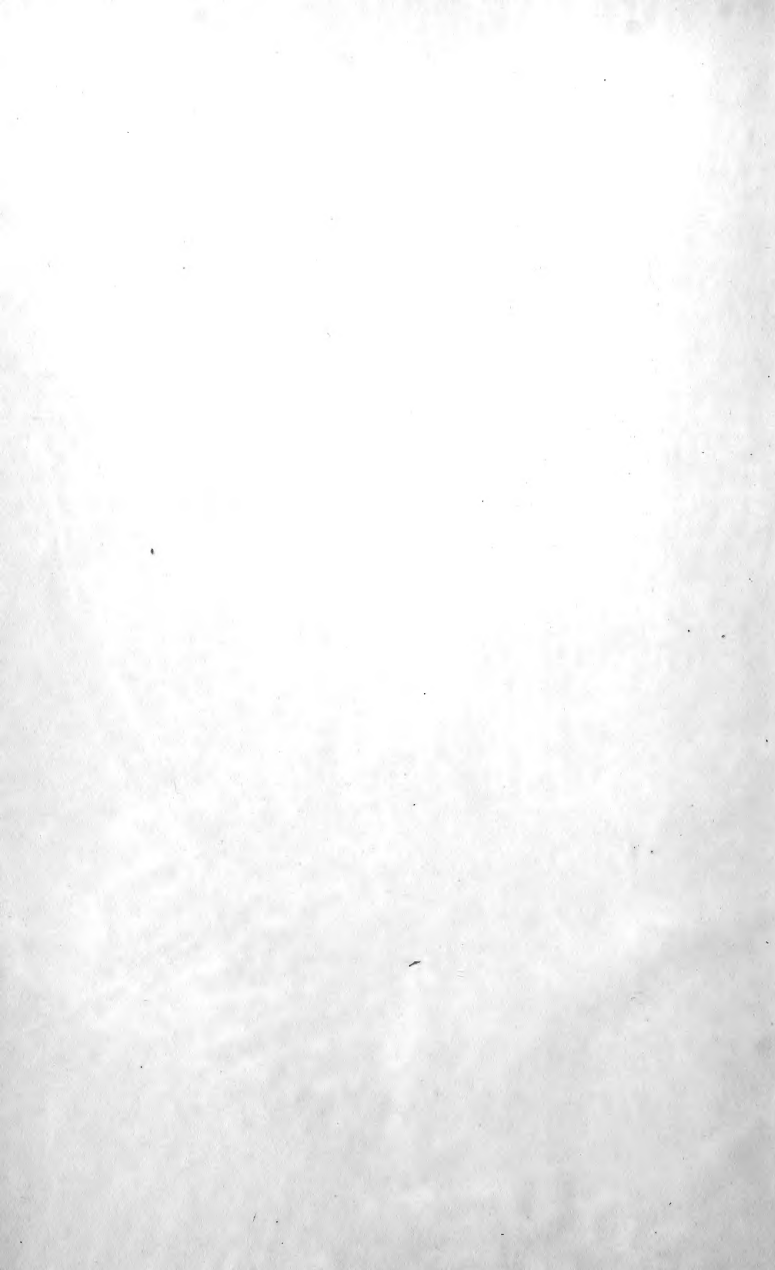
AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

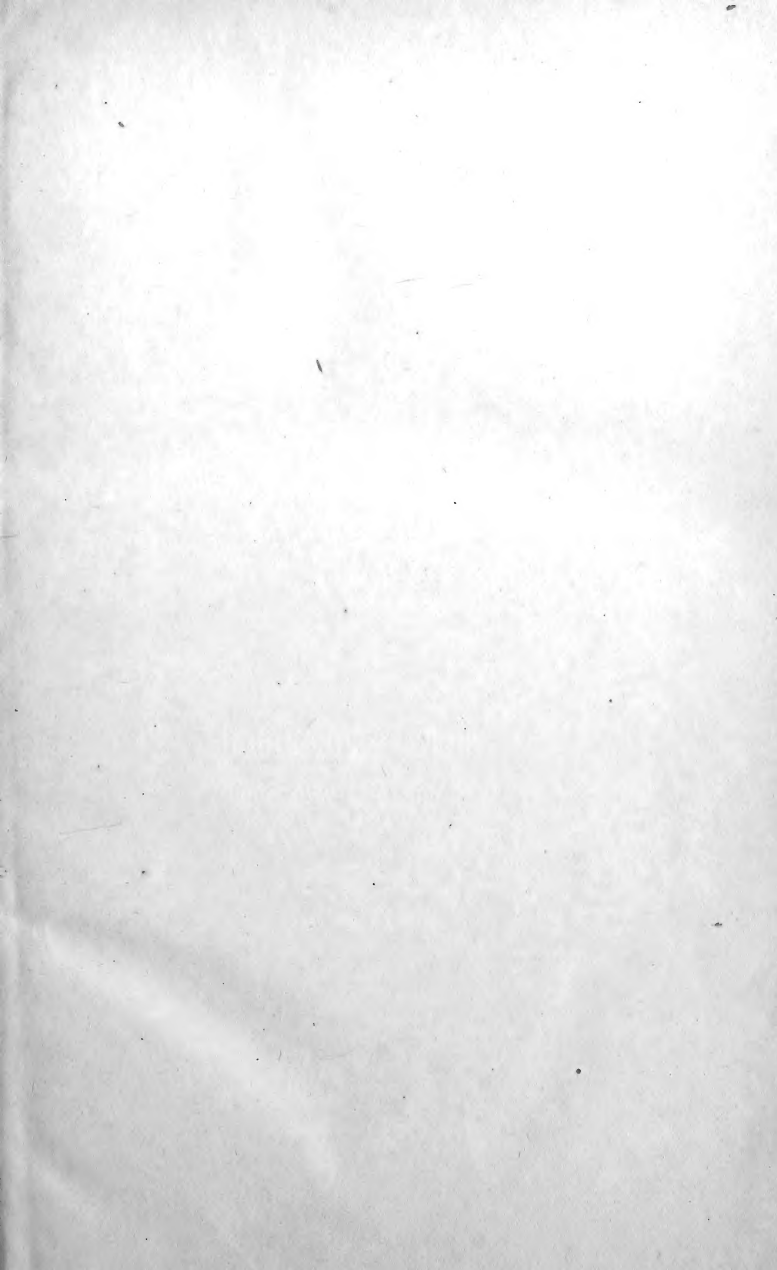
Founded by private subscription, in 1861.

No. 592

May 30, 1881. Oct. 30, 1882







Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Fünfzehnter Band.

Neue Folge, Achter Band.

Mit 29 Tafeln.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1882.

Verlag: Neudruck

NATURWISSENSCHAFT

Lehrbuch

von

medicinisch-naturwissenschaftlicher Gesellschaft

am 18. April

Hundertjähriger Band

Neudruck, 1848

mit 10 Tafeln

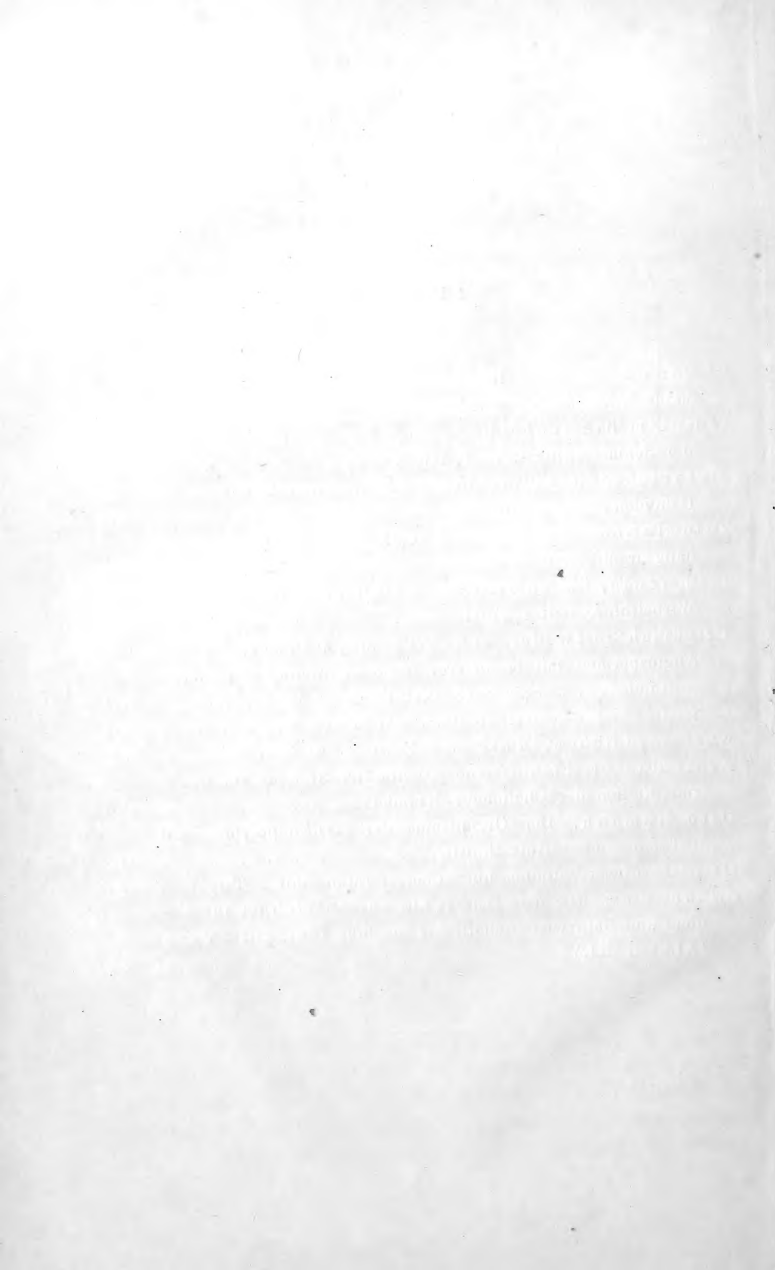
Preis

7. 1/2 Mark

1848

Inhalt.

	Seite
Oscar und Richard Hertwig, Die Coelomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes, mit 3 Tafeln .	1
Wilhelm Breitenbach, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Schmetterlings-Rüssel, mit 3 Tafeln	151
Heinrich Schneider, Ueber die Augenmuskelnerven der Ganoiden, mit 2 Tafeln	215
Otto Hamann, Die Mundarme der Rhizostomen und ihre Anhangsorgane, mit 3 Tafeln	243
O. Hertwig, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere, mit 4 Tafeln	286
Friedrich Soltwedel, Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung der hierbei stattfindenden Vorgänge der Kerntheilung, mit 3 Tafeln .	341
E. Stahl, Ueber sogenannte Compasspflanzen, mit 1 Tafel .	381
Karl Bardeleben, Muskel und Fascie	390
Ernst Haeckel, Entwurf eines Radiolarien-Systems auf Grund von Studien der Challenger-Radiolarien	418
Otto Hamann, Der Organismus der Hydroidpolypen, mit 6 Tafeln und 4 Holzschnitten	473
Otto Hamann, Studien über Coelenteraten, mit 2 Tafeln .	545
Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft für Medicin und Naturwissenschaft, für das Jahr 1881, mit 2 Tafeln (XLIV u. XLV)	1—62



Die Coelomtheorie.

Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes.

Von

Dr. Oscar Hertwig und **Dr. Richard Hertwig.**

Hierzu Tafel I—III.

Das Problem der Mesodermbildung.

Wenn die vergleichende Entwicklungsgeschichte das reichliche, aus zahllosen Einzeluntersuchungen ihr zuströmende Material wissenschaftlich verwerthen soll, so muss sie einer doppelten Aufgabe genügen. Wie ihre Schwesterwissenschaft, die vergleichende Anatomie, für die ausgebildeten Thiere, so hat sie für die Keime die morphologisch gleichwerthigen Theile festzustellen, indem sie ihre gegenseitigen Lagebeziehungen und die Art ihres Zusammenhangs untersucht, und hat aus den so gewonnenen Erfahrungen über das verwandtschaftliche Verhältniss der Thierformen Klarheit zu verbreiten.

Zweitens hat die vergleichende Entwicklungsgeschichte aber auch die Processe der Entwicklung zum Gegenstand ihrer Beurtheilung zu machen; sie soll uns in das Wesen dieser Processe einen Einblick gewähren und uns verstehen lehren, wie es kommt, dass die Eizelle sich zum Zellenhaufen, der Zellenhaufen sich zum zweischichtigen Keim u. s. w. verwandelt.

Nach beiden Richtungen hin hat Haeckel's Gastraeatheorie (162) die vergleichende Entwicklungsgeschichte ganz ausserordentlich gefördert, indem sie uns für den zweiblättrigen Zustand des Keimes volles Verständniss errang. Die schon durch zahlreiche andere Forscher angebahnte Auffassung von der Homologie der primären Keimblätter wurde durch sie scharf und präcis formulirt und so eine feste Grenzscheide zwischen den Protozoen und Metazoen errichtet. Ferner ergab sich von selbst eine Erklärung für die allgemeine Verbreitung und das Wesen des inneren Keimblattes, indem dasselbe mit der ersten Entstehung des Darmkanales im Thierreich in Zusammenhang gebracht wurde.

Entwicklungsgeschichtliche Forschungen, welche im Anschluss an die Gastraeatheorie die übrigen Stadien der Thierentwicklung auf demselben Wege erklären wollen, werden naturgemäss von der Frage auszugehen haben, in welcher Weise entwickelt sich der zweiblättrige Keim zu höherer Organisation. Da dies im Allgemeinen durch die Ausbildung weiterer Zellschichten, welche zwischen Ektoblast und Entoblast mitten inne gelegen sind, geschieht, so heisst das mit andern Worten: wie entstehen dieselben, sind sie in der ganzen Thierreihe homolog, welcher Art sind die Processe, denen sie ihr Dasein verdanken.

Das sind die Fragen, die uns schon in früheren Arbeiten und weiter auch im letzten Jahre beschäftigten, und zu deren Beantwortung wir in dem vorliegenden Essay einen neuen Beitrag liefern wollen. Zum Ausgangspunkt unserer Betrachtungen werden wir die Coelenteraten nehmen und von ihnen aus zu den höheren Thierstämmen emporsteigen.

Um in die Processe, welche den Aufbau der Organismen bedingen, einen Einblick zu gewinnen, wird man immer gut thun da zu beginnen, wo sie in ihrem ersten Auftreten und in ihrer ursprünglichen Einfachheit zu beobachten sind, wo sie sich, man möchte fast sagen, vor den Augen des Beobachters abspielen. Hier wird sich uns ihr Wesen viel klarer offenbaren als in den Fällen, wo sich weitere Erscheinungen hinzugesellt und auf den ursprünglichen Verlauf modificirend eingewirkt haben. Das erstere ist unter allen Thieren allein bei den Coelenteraten der Fall. In der Mehrzahl zweischichtig enthalten diese Thiere auch Formen, bei welchen eine dritte Körperschicht, ein Mesoderm, zur Ausbildung gelangt, und sie lassen uns sehr deutlich erkennen, wie sich das letztere anlegt.

Bei den Coelenteraten haben wir nun in unseren früheren Untersuchungen (2—5) zwei durchaus verschiedene Processe unterscheiden können, durch welche sich ein zweiblättriges Thier höher differenzirt; dem einen Process begegneten wir bei den Hydromedusen, Acalephen und Actinien, dem anderen Process dagegen unter allen Coelenteraten allein bei den Ctenophoren.

In der ersten Abtheilung vollzieht sich die Differenzirung der zweiblättrigen Gastrula kurzweg in folgender Weise: Zwischen den beiden Bildungsschichten des Körpers, dem Ektoblast und Entoblast, entwickelt sich eine bald festere bald weichere Stützsubstanz, die von den angrenzenden Epithelschichten ausgeschieden worden ist und in einigen Abtheilungen zellenfrei bleibt, in anderen da-

gegen mit zahlreichen Zellen versehen wird, welche entweder aus dem Ektoblast oder aus dem Entoblast in sie hineinwandern. Dadurch wird die ursprünglich von epithelialen Lagen ausgeschiedene Stützsubstanz zu einem besonderen selbständig wachsenden und selbständig sich ernährenden Gewebe, für welches Hensen (164) den Namen Sekretgewebe eingeführt hat und welches wir im Folgenden als Mesenchym bezeichnen wollen.

Das Mesenchym behält bei den Hydromedusen, Acalephen und Actinien seinen ursprünglichen Charakter unverändert bei und theiligt sich nicht an der Hervorbringung anderer Gewebsformen. Es sind allein die epithelialen Begrenzungsschichten, aus welchen sich die für die höhere Entwicklung des Organismus so überaus wichtigen Elemente, die Muskel-, Nerven- und Sinneszellen differenzieren. In allen den Fällen, wo wir Muskel- und Nervengewebe losgelöst vom Oberflächenepithel antreffen, ist dasselbe erst secundär entweder vom Ektoderm oder vom Entoderm, seiner Ursprungsstätte, in Folge von Einfaltungs- und Abschnürungsprocessen in das Mesenchym übergetreten.

Wie ganz anders verläuft der histologische Differenzirungsprocess bei den beiden Keimblättern der Ctenophoren, welche unsere zweite Abtheilung ausmachen. Zunächst sind die Ausgangsstadien dieselben, indem sich ein Mesenchym entwickelt. Zwischen Ektoblast und Entoblast wird eine structurlose Gallerte ausgeschieden und in dieselbe wandern, wie uns Kowalevsky (6) in seiner Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen beschreibt, schon frühzeitig Zellen des Ektoblasts hinein. Den amöboiden Mesenchymzellen kommt aber hier eine ganz andere histologische Bedeutung zu, da sie die verschiedensten Differenzirungen eingehen. Zum Theil behalten sie ihre ursprüngliche Function bei und bleiben Ernährungscentren der Gallerte, zum Theil bilden sie sich in Muskelfasern um, von welchen die Gallerte überall reichlich durchsetzt wird, zum Theil werden sie zu Nervenfasern und Nervenzellen, welche die mesodermale Muskulatur mit dem ektodermalen Nervenplexus in Verbindung bringen. Daneben geht dann noch das Ektoderm, wenn auch in geringerem Maasse, eine Umbildung zu specifischen Gewebsformen, wie Muskel-, Nerven-, Sinneszellen ein.

Wir resümiren also kurz den Unterschied zwischen der ersten und zweiten Abtheilung dahin: In der ersten Abtheilung sind alle Gewebe epithelialen Ursprungs, sie werden direct im Ektoblast und Entoblast erzeugt, wäh-

rend sich das Mesenchym histologisch indifferent verhält, in der zweiten Abtheilung dagegen betheiligte sich letzteres in hervorragender Weise am histologischen Differenzirungsprocess und liefert Muskel- und Nervengewebe.

An diesen Satz knüpfen wir gleich noch einen zweiten an:

Die epitheliale und die mesenchymatöse Entstehungsweise der Gewebe prägen sich auch in ihrer feineren Structur aus. Am schönsten zeigt sich dies bei den Coelenteraten am Muskelgewebe. Aus den Mesenchymzellen der Ctenophoren entstehen lange Muskelfaserzellen, die gewöhnlich an beiden Enden durch wiederholte dichotome Theilung in viele feine Ausläufer übergehen und in einer contractilen Rindenschicht eine körnige protoplasmatische Marksubstanz mit vielen Kernen einschliessen (Taf. III Fig. 4). Die Muskelfaserzellen sind auch da, wo sie vielkernig sind, auf eine einzige, ausserordentlich in die Länge gewachsene Bildungszelle zurückzuführen, und ihre Rindenschicht ist nicht in Fibrillen zerlegbar, wenn sie auch eine feine Längsstreifung ab und zu erkennen lässt. Die epithelialen Muskelzellen dagegen scheiden gewöhnlich die contractile Substanz nicht all- sondern einseitig an ihrer basalen Oberfläche in Form von glatten oder quergestreiften Fibrillen aus (Taf. III Fig. 19). Diesen haftet die Bildungssubstanz einseitig als Muskelkörperchen an. Auch in der Anordnung sind Verschiedenheiten zu bemerken. Während die Muskelfaserzellen mehr isolirt und selbständig die Gallerte durchsetzen, sind die Muskelfibrillen zu Lamellen (Taf. III Fig. 5*f*) verbunden, in denen sie einen genau parallelen Verlauf einhalten. Aus der lamellösen Anordnung können durch fortschreitende Differenzirung zwei höhere Formen des Muskelgewebes hervorgehen, das Muskelblatt und das Muskelprimitivbündel, welche beide nicht mehr elementare, sondern zusammengesetzte Gebilde sind. Die Muskelblätter (Taf. III Fig. 6*B*) werden durch Einfaltung einer Lamelle von Muskelfibrillen, die Muskelprimitivbündel (Taf. III Fig. 8*P*) aber dadurch erzeugt, dass eingefaltete Theile einer Lamelle sich abschnüren und vom Mesenchym (*w*) umhüllt werden. Obwohl so die Muskelprimitivbündel mit den contractilen Faserzellen die Lage theilen, sind sie doch leicht von ihnen zu unterscheiden. Denn jedes Bündel ist aus zahlreichen Zellen hervorgegangen und enthält zahlreiche Muskelfibrillen (*f*), welche als

ein Mantel die unter einander verschmolzenen axialen Bildungszellen (*mk*) umgeben.

Dadurch dass wir im Stamm der Coelenteraten bei der Umwandlung der Gastrula einen epithelialen und einen mesenchymatösen Typus haben nachweisen können, wird uns die Frage nahe gelegt, ob analoge Verhältnisse auch bei den übrigen Metazoen wiederkehren. Eine nähere Prüfung zeigt, dass solches in der That der Fall ist. Zwei recht typische Entwicklungsgeschichten höherer Thiere, welche wir zum Vergleich jetzt einander gegenüberstellen wollen, werden den unbefangenen Leser zu demselben Endergebniss führen. Wie unter den Coelenteraten die Actinien und Ctenophoren, so stehen in einem ähnlichen scharf ausgeprägten Gegensatz zu einander die Chaetognathen und die Mollusken, und dieser Gegensatz äussert sich nicht nur in ihrer Entwicklungsgeschichte und in dem histologischen Differenzirungsprocess, sondern nicht minder auch in ihrer fertigen Organisation und in der feineren Structur ihrer Gewebe. Bei den Bilaterien verbindet sich zugleich noch ein weiterer tiefgreifender Unterschied mit der verschiedenen erfolgenden histologischen Differenzirung der Gewebe, nämlich eine abweichende Bildung der Leibeshöhle, und dies ist dann wieder von der allergrössten Bedeutung, wie wir alsbald sehen werden, für den Aufbau der meisten übrigen Organsysteme.

Die Chaetognathen haben wir selbst (93) sehr eingehend auf ihre Entwicklung und ihren elementaren Bau untersucht in der Absicht, durch eigene Anschauung eine genaue Kenntniss von einem Organismus zu gewinnen, dessen Mesoderm durch das Auftreten einer Leibeshöhle eine höhere Stufe der morphologischen Ausbildung erlangt hat. Die Beobachtungsbedingungen sind ausserordentlich günstige, so dass die Processe, auf welche wir ein besonderes Gewicht legen, sich mit aller wünschenswerthen Sicherheit verfolgen lassen und daher auch fast von allen neueren Beobachtern in gleicher Weise dargestellt worden sind.

Die Chaetognathen sind ganz ausgesprochene Vertreter des epithelialen Entwicklungstypus der Gewebe. Es kommt bei ihnen so gut wie gar nicht zur Bildung eines Mesenchyms, da nach der Gastrulaeinstülpung sich die zwei primitiven Keimblätter fest aneinander legen. Erst sehr spät wird eine geringe Quantität einer structurlosen Gallerte an einem beschränkten Bezirk (Taf. I Fig. 3 *w*) (an der Basis der Flossen und an der Insertion der Kopfkappe) zwischen den Bildungsproducten des Ek-

toblasts und des Entoblasts ausgeschieden. Diese Gallerte ist von Anfang an und auch später ganz zellenfrei und kann daher keine weiteren geweblichen Metamorphosen erleiden. Alle Umbildungen gehen einzig und allein von epithelialen Lagen aus. Dies zeigt sich in der Entwicklung der Leibeshöhle, der Muskulatur, des Nervensystems und der Geschlechtsorgane.

Die Leibeshöhle legt sich alsbald nach erfolgter Gastrula-einstülpung in der Weise an, dass sich der Entoblast in zwei Falten erhebt, welche vom Grund des Urdarms aus in diesen hineinwachsen und ihn in einen mittleren und zwei seitliche Räume scheiden. Der erstere wird zum Darmrohr, die beiden letzteren schnüren sich zu den zwei Hälften der Leibeshöhle ab. Dieselbe ist daher, wie Huxley (167) sich ausdrückt, ein Enterocoel. Die besondere Art ihrer Genese lässt sich auch beim ausgebildeten Thiere noch daran erkennen, dass sie von einem Epithel ausgekleidet wird und dass das Darmrohr von einem besonderen Faserblatt umgeben und mittelst eines dorsalen und ventralen Mesenteriums am Hautmuskelschlauch befestigt ist.

Durch die Einfaltung des Entoblasts wird bei den Chaetognathen die Anzahl der Keimblätter von zwei auf vier erhöht, indem wir nun die das Coelom begrenzenden Lagen als parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts bezeichnen. In Folge des ganzen Processes wird eine bedeutende Vergrösserung der epithelialen Oberfläche des Körpers in ähnlicher Weise wie bei den Actinien durch die Septenbildung hervorgerufen. Mit Recht glauben wir daher in unserer Monographie (93) die beiden Coelomsäcke der Chaetognathen mit den Nebenräumen oder Divertikeln des Urdarms der Actinien verglichen zu haben, wie wir auch damals schon auf die analogen Prozesse in der histologischen Differenzirung aufmerksam gemacht haben.

Beginnen wir mit der Bildungs- und Anordnungsweise der Muskulatur. Wie bei den Actinien von den Epithelzellen der Urdarmdivertikel, so werden bei den Chaetognathen vom parietalen Epithelblatt des Coeloms Muskelfibrillen, die sich zu einer Lamelle vereinigen, ausgeschieden. Indem die so entstandene Lamelle sich mächtiger entwickelt, faltet sie sich ein und erzeugt Muskelblätter (Taf. III Fig. 12B), die aus Fibrillen (*f*) zusammengesetzt werden, parallel zu einander und senkrecht zur Körperoberfläche gestellt sind und in ihren schmalen Interstitien Muskelkörperchen (*mk*) einschliessen. Der epitheliale Ursprung der Muskulatur prägt sich dann auch in der äusserst regelmässigen An-

ordnung der Muskelblätter aus, welche vollkommen parallel zu einander in der Längsrichtung des Körpers verlaufen und in 4 longitudinale Bänder abgetheilt sind.

Bei den Actinien und Chaetognathen entwickelt sich der Haupttheil des Nervensystems, das Centralorgan sammt den von ihm ausstrahlenden Nerven, aus dem Ektoderm, in welchem es seine ursprüngliche Lage dauernd beibehält; ein kleinerer Theil entsteht im Anschluss an die Muskulatur, bei den Actinien aus dem Entoderm, bei den Chaetognathen, wie uns sehr wahrscheinlich geworden ist, aus dem parietalen Blatte des Mesoblasts. Es würde somit das Nervensystem im Grossen und Ganzen nach den Keimblättern in zwei Abschnitte gesondert sein: „in einen ektodermalen, aus dem Ektoblast entstehenden sensiblen Abschnitt und in einen mesodermalen, auf den Entoblast zurückführbaren, motorischen Abschnitt“.

In beiden Abtheilungen endlich leiten sich die Geschlechtsproducte aus dem Epithel der Urdarmdivertikel ab (Taf. I Fig. 3e). Bei den Actinien werden daher auch Eier und Spermatozoen in letztere bei ihrer Reife entleert, bei den Chaetognathen fallen allein die Spermatozoen in den Binnenraum des Schwanzsegmentes, aus welchem sie durch besondere Vasa deferentia entleert werden, während die Eier ihre in der Abstammung begründete Beziehung zum Enterocoel verloren haben und in besondere Eiröhren mit eigenen Ausführgängen eingeschlossen sind.

Wie völlig verschieden ist nun im Vergleich zu den Chaetognathen das Bild, welches uns die Entwicklungsgeschichte und der feinere Bau der Mollusken zeigt! Dank den vortrefflichen Untersuchungen von Lankester (63—65), Fol (53—57), Rabl (67—69), Hatschek (59) und Bobretzky (48, 49) sind hier die Verhältnisse in übereinstimmender Weise so weit aufgeklärt, dass wir überzeugt sind auf ganz sicherem Boden zu stehen. Dann sind aber für die Entwicklung der Mollusken folgende Punkte maassgebend: Entweder sind die beiden primitiven Blätter schon von der Gastrulaeinstülpung an durch einen Spaltraum getrennt oder sie rücken wenigstens später immer weiter auseinander und lassen einen Raum zwischen sich frei, welchen wir zunächst mit Huxley Blastocoel nennen wollen (Taf. I Fig. 11). An der Stelle, wo Ektoblast und Entoblast in einander umbiegen, am schlitzförmigen Gastrulamund, werden in symmetrischer Lage 2 grosse Zellen oder 2 Haufen kleinerer Zellen (*a*) angetroffen, die meist schon auf dem Blastulastadium sich aus dem Verbande der übrigen losgelöst ha-

ben. Durch Theilung gehen aus ihnen zwei Streifen locker und unregelmässig verbundener Zellen hervor, welche sich alsbald von einander trennen und, wie Rabl sich ausdrückt, fast pinselförmig auseinanderweichen. Sie zerstreuen sich nach allen Seiten durch die Gallerte, welche an Volumen, je älter der Embryo wird, um so mehr zunimmt und legen sich zum Theil dem Darmepithel und dem einschichtigen Epithel der Körperoberfläche an. Sie werden dann von den Embryologen als Haut- und Darmfaserblatt (somatic und splanchnic-layer) bezeichnet. Die Urzellen des Mesoderms, wie Rabl und Andere die Zellen zu beiden Seiten des Gastrulamundes benennen, haben mithin die Aufgabe, ein Mesenchym zu bilden, welches die bemerkenswerthesten Analogieen zu dem gleichnamigen Gewebe der Beroiden darbietet. In der ersten Entwicklung des Mesenchyms finden freilich bei beiden einige Verschiedenheiten statt. Bei den Beroiden lösen sich vom Ektoblast einzelne kleine amöboide Zellen hie und da ab, die sich alsbald in der Gallerte zerstreuen; bei den Mollusken sind es gewöhnlich zwei grosse dotterreiche Zellen, die ausscheiden und erst durch fortgesetzte Theilung zu amöboiden Wanderzellen werden und auseinanderweichen. Aber was will diese geringfügige Verschiedenheit sagen gegenüber dem gesammten Character des Gewebes und gegenüber der Uebereinstimmung der histologischen Producte, welche aus ihm in beiden Fällen entstehen. Denn wie bei den Beroiden differenzirt sich das Mesenchym bei den Mollusken einerseits in die besonders reichlich und oft eigenartig entwickelte Binde substanz, dann in Muskelfasern und schliesslich auch noch, wie wir glauben hinzufügen zu dürfen, in einen Theil des Nervensystems; die epithelialen Flächen dagegen, die vom Ektoblast und Entoblast abstammen, nehmen an der Genese der Muskulatur auch nicht den geringsten Antheil.

Die Muskeln der Mollusken entstehen, indem einzelne Zellen des Mesenchyms sich in die Länge strecken und mit einem Mantel von contractiler Substanz umgeben, in welchem die Bildungszelle als sogenannte Mark- oder Axensubstanz erhalten bleibt; gewöhnlich einkernig vermehren sie nur selten die Zahl ihrer Kerne, wie dies bei den Ctenophoren fast ausnahmslos der Fall ist. Ihre Enden sind meist zugespitzt, so dass die Gestalt der ganzen Zelle spindelförmig, dabei entweder kurz gedrungen oder fadenartig langgestreckt ist. Indessen kommen auch dichotome Verästelungen der Enden vor, welche uns an die Muskeln der Ctenophoren erinnern (Taf. I Fig. 11 *mm*); sie sind ganz beson-

ders schön bei den Larven der Pteropoden von Fol (Taf. III Fig. 3 *mm*) beobachtet worden und auch bei Heteropoden, Lamellibranchiern (Taf. III Fig. 17. Taf. I Fig. 11 *mm*) und Gastropoden sind sie nicht selten, wie die Arbeiten von Rabl, Hatschek u. A. lehren: Bei den ausgebildeten Thieren sind verästelte Muskelfasern im Allgemeinen weniger häufig. Boll (47) fand sie namentlich bei *Arion ater*, und wir selbst haben sie bei Cephalopoden gesehen, wo sie mit Vorliebe anderweitige Muskellagen quer durchsetzen.

Die contractile Substanz der Muskelfasern ist entweder homogen oder fein längsstreifig. Aus letzterer Structur haben viele Autoren wie Wagners und neuerdings ganz besonders v. Jhering (61) auf eine fibrilläre Zusammensetzung geschlossen und dem entsprechend die Muskelfasern als Fibrillenbündel den Muskelfasern der Wirbelthiere gleichgestellt. Dem haben jedoch die meisten Forscher, welche sich mit den Muskeln der Wirbellosen beschäftigt haben, wie Weismann (173) und Schwalbe (172) widersprochen; letzterer giebt nur für die sehnig aussehenden Theile der Schliessmuskeln der Lamellibranchier eine faserige Beschaffenheit zu, die nach ihm jedoch als „eine weitere Differenzirung der contractilen Substanz, angepasst an ihre eigenthümliche Function, einen anhaltenden Verschluss der Schalen zu bewirken“, angesehen werden muss. Nach unserer Ansicht kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die contractile Substanz der Muskelfaser bei den Mollusken homogen ist wie bei den glatten Muskelfasern der Wirbelthiere und dass die etwaige feine Längsstreifung nur eine untergeordnete Bedeutung hat.

In der Anordnung der Muskelfasern fällt ganz besonders der Mangel der Gesetzmässigkeit auf. Auf Querschnitten durch den Körper von Muscheln und Schnecken (Taf I Fig. 4 und Taf. III Fig. 10) sind die Muskelfasern (*mm*) zu kleinen Bündeln vereint, diese aber sind nach den verschiedensten Richtungen wirr durcheinander gekreuzt und noch weiter dadurch verbunden, dass die Fasern eines Bündels fächerartig ausstrahlend die Masse benachbarter Bündel durchsetzen. So kommt morphologisch ein verfilztes Muskelwerk zu Stande, in welchem meist selbständige und isolirte Gruppen von Muskeln nicht zu unterscheiden sind; functionell äussert sich dagegen das Verhalten darin, dass ein nach den verschiedensten Richtungen hin contractiles Parenchym erzeugt wird, welches für die ganze Bewegungsweise der Schnecken und Muscheln so äusserst charakteristisch ist. Bei den

höheren Mollusken, den Cephalopoden, macht sich allerdings eine grössere Regelmässigkeit geltend, indem es zu Muskellamellen mit gleich gerichteter Faserung kömmt. Aber auch hier werden noch die regelmässig angeordneten Faserlamellen von einzelnen quer verlaufenden Muskelfasern durchsetzt, wie die Knochenlamellen von den perforirenden Sharpey'schen Fasern; ausserdem erhält sich bei den Cephalopoden an vielen Stellen, unter denen wir ganz besonders die Arme hervorheben, der Charakter des Muskelflechtwerks in sehr ausgesprochener Weise. Noch kürzlich hat daher ein Forscher, der sich mit den Cephalopoden sehr eingehend beschäftigt hat, Brock (50), „die grosse Unselbständigkeit der Muskeln, ihre vielfachen Verwachsungen und die Neigung, sich in Membranen, in Muskelhäute auszubreiten“, selbst für den Kopf und Nacken des Cephalopodenkörpers hervorgehoben, für Stellen, wo isolirte Bündel vorkommen und die Muskulatur am höchsten differenzirt ist.

So ergiebt eine genauere Prüfung der Muskulatur auch in jeder Beziehung, in Entwicklung, Bau und Anordnungsweise fundamentale Unterschiede zwischen Chaetognathen und Mollusken. Dort sehen wir umgewandelte Epithelzellen, hier Zellen des Mesenchyms zu Muskeln werden, dort begegnen wir Muskelblättern zusammengesetzt aus Einzelfibrillen, hier contractilen Einzelfasern, bei den Chaetognathen endlich sind die Elemente in regelmässiger leicht übersichtlicher Weise angeordnet, bei den Mollusken dagegen sind sie zu einem häufig unentwirrbaren Durcheinander vereinigt.

Die Binde substanz der Mollusken, der zweite Bestandtheil, welcher aus Umbildung des Mesenchyms hervorgeht, hat in den einzelnen Abtheilungen einen verschiedenen Charakter und verschiedene Mächtigkeit; bei den pelagischen Pteropoden und Heteropoden z. B. ist sie eine ansehnliche Gallerte, welche von elastischen Fasern gestützt wird und zahlreiche verästelte oder rundliche Zellen enthält, während sie bei den Schnecken mehr faserig ist und unansehnlich an Masse vornehmlich als Kitt zur Vereinigung der Muskelfaserbündel dient. Alle diese qualitativen und quantitativen Unterschiede sind für uns hier von keiner Bedeutung, da es uns nur auf die Art ankommt, in welcher die Binde substanz in den Aufbau des Organismus eingreift. Hierbei müssen wir denn hervorheben, dass ein in Muskeln und Binde substanz differenzirtes Mesenchym den Raum zwischen Darm und Hautober-

fläche, das Blastocoel der Larve, in mehr oder minder vollständiger Weise ausfüllt (Taf. I Fig 11 u. 4. Taf. III Fig. 10). Am vollständigsten ist dies bei den Lamellibranchiern der Fall, bei welchen alle Eingeweide, Darm, Geschlechtsorgane, Nieren unter einander durch das Körpermesenchym verklebt werden. In den Geweben verbreitet sich ein System von Lacunen, welche sich besonders im Umkreis der Eingeweide zu grösseren Hohlräumen erweitern, ohne jedoch zu einer einheitlichen Höhle zusammenzufließen. Ueber den Bau dieser Lacunen stimmen die neueren Untersuchungen von Flemming (52), Posner (66), Kollmann (62) etc., mögen sie auch im Einzelnen von einander abweichen, im Allgemeinen überein, indem sie zeigen, dass es einfache Spalten in der Bindesubstanz sind, deren Wandungen nicht einmal von einem besonderen Epithel überzogen werden. Sie communiciren mit dem Blutgefässsystem, dessen grössere Stämme sich in sie öffnen, während Capillaren an den meisten Stellen des Körpers fehlen.

Wie die Verhältnisse liegen, hat man wenig Veranlassung, bei den acephalen Mollusken von einer Leibeshöhle zu sprechen, wenn es auch in Folge der Unsicherheit, welche in der Anwendung des Begriffs „Leibeshöhle“ herrscht, allgemein geschieht. Berechtigter erscheint dagegen eine solche Darstellungsweise bei den Cephalophoren, deren Eingeweide in einem Hohlraum eingebettet sind und aus dem Hautmuskelschlauch in Folge dessen leicht herauspräparirt werden können. Doch ist es auch hier nöthig, sich nicht mit einem viel gebräuchlichen Namen zu begnügen, sondern das Wesen des Hohlraums selbst näher zu betrachten. Derselbe ist ebenfalls nur ein Spaltraum in der Bindesubstanz, welcher nicht von einem Epithel ausgekleidet ist. Er wird von Fäden durchsetzt, welche von der Bindesubstanz des Hautmuskelschlauchs in die bindegewebigen Umhüllungen der Eingeweide hinübertreten oder sich zwischen den einzelnen Organen ausspannen. Nicht selten sind auch die Organe mit breiten Flächen an den Wandungen der Leibeshöhle befestigt.

Diese Schilderung, welche wir auf Grund von Querschnitten durch Chitonen (Taf. I Fig. 4) und Landpulmonaten geben, würde sich nach den Angaben Gegenbaur's (58) nicht auf die Pteropoden und Heteropoden übertragen lassen. Hier soll vielmehr eine ausserordentlich geräumige Leibeshöhle sich trennend zwischen Darm und Körperwand schieben und sich sogar häufig in die flossenförmigen Anhänge erstrecken. Wir haben daher bei Ca-

rinaria und Pterotrachea weitere Beobachtungen angestellt, wobei wir zu einer etwas anderen Auffassung als Gegenbaur gelangt sind. Wenn dieser Forscher die Leibeshöhle unmittelbar von der membranartig ausgebreiteten Körpermuskulatur einerseits und der Darmwand andererseits begrenzt sein lässt, so hat er dabei die von zahlreichen Zellen durchsetzte mächtige Gallertschicht übersehen, welche nach innen von der Muskulatur vorhanden ist. Erst in derselben liegt die Leibeshöhle als ein schmaler Spaltraum derart eingebettet, dass eine dünne Gallertlage noch auf der Darmwand nachweisbar ist, während die Hauptmasse sich an das Muskelblatt anschliesst. In gleicher Weise hat Gegenbaur auch in den Pteropodenflossen die Gallerte, welche hier allerdings durch weite Blutbahnen sehr reducirt ist, nicht beachtet.

Da ein Epithel in den beschriebenen Hohlräumen der Cephalophoren allgemein fehlt, und da sie selbst mit dem Blutgefässsystem communiciren, so ist es klar, dass sie aus dem Lückensystem der acephalen Mollusken abgeleitet werden müssen. Nur sind hier die Lücken im Bindegewebe grösser geworden und zu einem weiten Hohlraum zusammengeflossen, die trennenden Bidesubstanzbälkchen sind dagegen rareficirt.

Aus derartigen Modificationen lässt sich dann endlich auch das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle der Cephalopoden erklären. Aeltere Forscher geben an, dass bei diesen Thieren Venen und Arterien durch Capillaren verbunden sind, dass einzelne der Venen jedoch immer noch mit der Leibeshöhle communiciren, wesshalb denn auch die Eingeweide wie bei anderen Mollusken vom Blut umspült würden. Neuerdings hat dagegen Kollmann (62^a) eine vollkommene Trennung der Leibeshöhle und der Blutgefässe behauptet, da die Venen sich zwar zu sinuösen Hohlräumen ausdehnen sollen, diese Hohlräume aber keine Oeffnungen nach der Leibeshöhle hin besässen. Wie dem auch sei, jedenfalls ist bei den Cephalopoden die Trennung von Leibeshöhle und Blutgefässen eine weiter vorgeschrittene. Um so interessanter ist es zu sehen, dass embryonal beide Theile einen gemeinsamen Ursprung haben. Nach Lankester (63) entstehen in dem Mesenchym der Cephalopoden sinuöse wandungslose Hohlräume, von welchen einige zu einer grossen einheitlichen Cavität, der Leibeshöhle, zusammenfliessen, während andere sich mit besonderen Wandungen umgeben und das Herz und die Gefässe des Thieres bilden.

Das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle der Mollusken las-

sen daher sowohl bei vergleichend-anatomischer als auch entwicklungsgeschichtlicher Betrachtung ihre Zusammengehörigkeit auf das Deutlichste erkennen; sie stammen aus einer gemeinsamen Anlage, aus einem System von Spalträumen ab, welches im Mesenchym gelegen ist, entwickeln sich aber nach verschiedenen Richtungen und sondern sich dabei in demselben Maasse von einander, als sich die Organisation der Mollusken vervollkommenet. Wir können daher die Leibeshöhle mit Huxley als Schizocoel bezeichnen und dadurch von dem Enterocoel der Chaetognathen unterscheiden, zu welchem sie in einem fundamentalen Gegensatz steht. Das Enterocoel der Chaetognathen ist ein mit Epithel ausgekleidetes Darmdivertikel, das Schizocoel der Mollusken ist ein wandungsloser Spalt im Mesenchym; jenes erscheint von Anfang an als ein weiter asymmetrischen Hälften bestehender Raum, dieses ist eine Vereinigung zahlreicher kleiner und unregelmässiger Räume; dort keine Beziehung zum Blutgefässsystem, welches überhaupt noch fehlt, hier innigster Zusammenhang mit demselben.

Wie verhält sich nun weiter das Schizocoel der Mollusken zu dem Blastocoel ihrer Larven? Aus den in der Literatur vorliegenden Beobachtungen lässt sich hierauf folgende Antwort geben. Von Anfang an ist ein weites Blastocoel vorhanden, dessen Raum durch die zunehmende Gewebebildung eingeschränkt wird. Die übrig bleibenden Spalten sind die ersten Anlagen des Schizocoels, das sich nun secundär wieder zu einem einheitlichen Raum gestaltet. Zwischen Blastocoel und Schizocoel würde sich demnach eine ununterbrochene Continuität nachweisen lassen. Gegen diese Darstellung kann nur das Eine geltend gemacht werden, dass es noch nicht genügend sicher gestellt ist, ob das Blastocoel überhaupt ein Hohlraum ist oder ob es nicht vielmehr von einer dünnen Gallerte erfüllt wird, in welcher die einzelnen Gewebsbestandtheile eingeschlossen sind. In dem einen wie in dem andern Falle würde bei den Mollusken eine doppelte Namengebung überflüssig sein, im ersteren würde es nur ein Blastocoel, im letzteren nur ein Schizocoel geben.

Ein dritter Unterschied zwischen Chaetognathen und Mollusken, welcher durch den ganz verschiedenen Bildungsmodus des Mesoderms bedingt wird, äussert sich endlich in dem Nervensystem, weniger freilich in dem Bau als in der Entwicklungsweise desselben.

Anatomisch betrachtet haben das Nervensystem der Mollusken und Chaetognathen manches Gemeinsame. Dorsal oberhalb des Oesophagus liegt beidesmal ein grosses oberes Schlundganglion, ventral ein ebenfalls grosses Ganglion, der Bauchknoten der Chaetognathen, das Fussganglion der Mollusken; beide sind unter einander durch lange Schlundcommissuren verbunden. Dazu gesellen sich noch in beiden Abtheilungen die mit dem oberen Schlundganglion zusammenhängenden Buccalganglien, so dass Langerhans (95) sich veranlasst gesehen hat, Mollusken und Chaetognathen auf Grund ihres Nervensystems für nahe Verwandte zu erklären. Indessen hat der genannte Forscher den einen wichtigen Unterschied ganz unberücksichtigt gelassen, dass das Nervensystem der Chaetognathen im Ektoderm, das Nervensystem der Mollusken dagegen im Mesoderm eingeschlossen ist; dieser Unterschied würde nun zwar an und für sich nicht von Belang sein, wenn er nicht Folge einer abweichenden Entwicklungsweise wäre.

Bei den Chaetognathen entwickeln sich die oben genannten Theile des Nervensystems aus dem Ektoblast, dem sie auch dauernd angehören; bei den Mollusken dagegen ist ein solcher ektoblastischer Ursprung des Nervensystems noch nicht festgestellt. Wenn wir die hierüber in der Literatur vorhandenen Angaben vergleichen, so zerfallen dieselben in zwei Gruppen. Die Mehrzahl der Forscher behauptet einen mesodermalen Ursprung des Nervensystems und tritt damit einem anderen Theil gegenüber, welcher die Mollusken sich den übrigen Thieren anschliessen lässt. Bobretzky (48, 49), welcher der ersten Gruppe angehört, schildert genau, dass die Ganglien anfänglich unregelmässige lockere Haufen von Mesenchymzellen seien, welche erst allmählich zur Bildung eines scharf gesonderten Organes zusammentreten. Ihm zufolge „ist die Entwicklung des Nervensystems bei den Mollusken von der Bildung desselben bei anderen Thiertypen ganz verschieden. Bei den Wirbelthieren, Arthropoden und Würmern tritt das aus dem Ektoderm abstammende Nervensystem stets als ein Ganzes auf, welches bei den 2 letzteren Thiertypen erst später der Länge und der Quere nach in einzelne Ganglien zerfällt. Hingegen entstehen bei den Mollusken die einzelnen Ganglien als ganz von einander abgesonderte Anhäufungen von Mesodermzellen und treten erst später mit einander in Verbindung.“

Ebenso energisch wie Bobretzky spricht sich Ussow (70) für einen mesodermalen Ursprung des Nervensystems aus, während Lankester (63) einen vermittelnden Standpunkt einnimmt.

Für die Mehrzahl der Mollusken leitet Lankester das obere Schlundganglion aus dem Ektoblast, den Rest des Nervensystems aus dem Mesoderm ab; nur bei den Cephalopoden sei die Ektoblasteinstülpung des oberen Schlundganglions rudimentär und bilde den sogenannten weissen Körper, so dass sich hier fast das gesamte Nervensystem mesodermal anlege. Der englische Forscher möchte jedoch in einer derartigen Entwicklung der Centralorgane keinen fundamentalen Gegensatz zu den übrigen Thieren, sondern nur einen durch abgekürzte Vererbung bedingten Unterschied erblicken.

Während Bobretzky und Ussow im Nervensystem der Mollusken nur mesodermale Bestandtheile haben nachweisen können, hat Hatschek (59) neuerdings für *Teredo* Beobachtungen mitgetheilt, denen zu Folge das obere Schlundganglion ebenso wie das Pedalganglion rein ektodermalen Ursprungs seien. Beide sollen sich als verdickte Stellen im Ektoderm anlegen, ja der Verfasser sucht es sogar wahrscheinlich zu machen, dass die Verdickungen auf dem Wege der Einstülpung sich zu den Ganglien entwickeln, wodurch der Process der Bildung des Nervensystems eine grosse Aehnlichkeit mit den bei Wirbelthieren beobachteten Vorgängen gewinnen würde.

Bei der grossen Meinungsverschiedenheit, welche über die Herkunft des Nervensystems herrscht, sind für uns die offenbar sehr genauen Untersuchungen Rabl's (69) und Fol's (57) von der grössten Bedeutung, da beide Forscher in den Beobachtungen der Hauptsache nach übereinstimmen, obwohl sie in der Deutung der Befunde von einander abweichen. Rabl, dem aus theoretischen Gründen ein anderer als ektodermaler Ursprung des Nervensystems nicht möglich zu sein scheint, giebt in seiner Arbeit über die Ontogenie der Patella an, dass er über die Entwicklung der beiden Knoten des unteren Schlundganglions leider nicht ganz in's Klare gekommen sei. Mit Sicherheit dürfe er nur behaupten, dass der Bildung dieses Ganglions keine Verdickung des Ektoderms zu den Seiten des Fusses vorausgehe, und dass dasselbe anderswoher seinen Ursprung nehmen müsse. Er huldigt daher der Annahme, dass es aus gleicher Anlage mit dem oberen Schlundganglion abstamme. Für letzteres beobachtete er eine Ektodermverdickung mitten im Velarfeld, für die er den auch für Annelidenlarven viel gebräuchlichen Namen Scheitelplatte anwendet. Mit dieser Deutung setzt sich jedoch Rabl in Widerspruch mit den Darstellungen aller übrigen Forscher; denn dann müssten ja

beide Ganglienmassen von Anfang an durch Commissuren verbunden sein, während doch Einstimmigkeit darüber herrscht, dass die oberen Schlundganglien und die Pedalganglien anfänglich getrennt sind und erst secundär in Verbindung treten. Die negativen Befunde Rabl's sprechen somit für die Ansicht, dass das Pedalganglion dem Mesoderm angehört.

Die Mittheilungen Fol's (53—57) erstrecken sich auf zahlreiche Repräsentanten aus verschiedenen Ordnungen der Mollusken. Ihnen zufolge entsteht das obere Schlundganglion stets aus dem äusseren Keimblatt, bei den Pteropoden und Landpulmonaten durch Einstülpung, bei den Heteropoden durch Abspaltung; bei den Wasserpulmonaten allein waren die Beziehungen zum Ektoderm zweifelhafter Natur, indem eine unter dem Epithel gelegene, gegen das Mesoderm nicht deutlich abgegrenzte Zellenmasse in der von Bobretzky beschriebenen Weise sich allmählich zum Ganglion umformte. Auch für die Pedalganglien suchte Fol ursprünglich nach einer ektodermalen Anlage und glaubte dieselbe für die Heteropoden und Gastropoden gefunden zu haben, doch ist er in seiner neuesten Arbeit von dieser Ansicht vollkommen zurückgetreten, indem er das Resultat aller seiner Untersuchungen in folgendem Satz zusammenfasst: „Die Pedalganglien zeigen in ihrer Bildungsweise eine bemerkenswerthe Gleichförmigkeit. Sie differenziren sich überall inmitten eines vorher vorhandenen Mesoderms und können daher nur in sehr indirecter Weise aus dem Ektoderm stammen, vorausgesetzt dass nicht dieser Theil des Mesoderms einen anderen Ursprung hat.“ Gleichwohl ist Fol nicht geneigt, in der Bildung des Nervensystems einen fundamentalen Unterschied zwischen den Mollusken und den meisten anderen Thieren, wie es Bobretzky thut, anzunehmen; die Bildungsprocesse, meint Fol, seien überall Abänderungen unterworfen und wir seien verpflichtet, die Gründe und Gesetze dieser Abänderungen nachzuweisen.

Bei einer kritischen Beurtheilung der angeführten Literaturangaben, besonders des in den Abbildungen niedergelegten Beweismaterials, scheint es uns nun in hohem Grade wahrscheinlich zu sein, dass bei den Mollusken die Hauptmasse des Nervensystems im Anschluss an die Muskulatur seine Entstehung den Zellen des Mesenchyms verdankt. Dies gilt vor Allem von den Fussganglien und vielleicht auch von einem Theil der oberen Schlundganglien, während wohl ein anderer Theil vom Ektoderm und zwar speciell von der Schei-

telplatte geliefert wird. Wir sind uns dabei wohl bewusst, wie sehr wir bei Vertretung einer derartigen Auffassung mit den herrschenden Theorieen über den Ursprung des Central-Nervensystems in Conflict gerathen. Allein wenn man theoretische Anschauungen verwerthen will, so muss man sich stets zuvor versichern, auf welchen Voraussetzungen dieselben aufgebaut sind und in wie fern die Voraussetzungen im concreten Falle zutreffen. Wir werden an einer späteren Stelle dieser Arbeit hierauf noch einmal zurückkommen und dann zu zeigen versuchen, wesshalb die für Gliederwürmer, Wirbelthiere und Arthropoden giltige Theorie vom ektodermalen Ursprung der Centralorgane nicht im vollen Umfang auf die Mollusken übertragbar ist, sondern sich hier nothwendigen Einschränkungen unterziehen muss.

Wenn nun die Ansichten, welche wir über die Entwicklung des Nervensystems der Mollusken vertreten, richtig sind, dann ist hierin ein neues wichtiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Chaetognathen gegeben. Dem rein ektodermalen und ektoblastischen Nervensystem der letzteren tritt dann das mesodermale, nach seiner Genese ektoblastisch-mesenchymatöse Nervensystem der Mollusken gegenüber, und diese Verschiedenheit findet ihre Erklärung in der abweichenden Genese des Mesoderms.

Wird Jemand angesichts der eben vorgenommenen Vergleichung noch Zweifel hegen können an einer vollständigen Verschiedenheit, welche das gesammte Bild der Entwicklung bei Mollusken und Chaetognathen darbietet? Sind hier die Gegensätze nicht noch weit auffälliger als zwischen den Ctenophoren und den übrigen Coelenteraten? Bei den Chaetognathen ausschliesslich histologische Differenzirung von Epithellamellen, bei den Mollusken in hohem Grade Entwicklung eines Mesenchyms und sehr verschiedenartige histologische Differenzirung desselben. Bei den Chaetognathen eine grössere Complication der Blätterbildung, indem der Entoblast sich weiter einfaltet und ein parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts liefert; bei den Mollusken keine weitere Faltenbildung, Ektoblast und Entoblast der Gastrula gehen nach Abzug des Mesenchyms vollständig in das Ektoderm und Entoderm des fertigen Thieres über. Dort ein Enterocoel, hier ein Schizocoel und in Zusammenhang damit dort ein dorsales und ein ventrales Mesenterium, hier ein Mangel derselben.

Zur Veranschaulichung unserer Ideengänge haben wir im Vorausgehenden recht typische Beispiele gewählt, bei welchen die verschiedenen Gegensätze in der Entwicklung scharf ausgeprägt sind. Solches ist bei anderen Thieren nicht immer der Fall, vielmehr giebt es auch Entwicklungsgeschichten, bei welchen die bei den Mollusken und Chaetognathen getrennt beobachteten Prozesse in demselben Organismus nebeneinander auftreten. Als ein passendes Beispiel eines solchen gemischten Entwicklungsganges können uns die Echinodermen dienen, wobei wir als Grundlage den Aufsatz von Selenka „Keimblätter und Organanlage der Echiniden“ (74) benutzen.

Bei den Echinodermen lagert sich in der Furchungshöhle der Blastula (Taf. I Fig. 9) der sogenannte Gallertkern ab, „welcher die Function einer Stütze für die Blastodermzellen erfüllt“. In denselben tritt frühzeitig an der Stelle, wo später die Gastrulaeinstülpung erfolgt, eine Anzahl von Zellen hinein, welche sich von einigen durch Grösse auffallenden Zellen der Blastula durch Theilung abtrennen. Die so gebildeten Mesenchymkeime (*a*) bestehen aus zwei, je 4—8 Zellen umfassenden Haufen, die sich alsbald vom Mutterboden entfernen. Während die Blastula sich in die Gastrula umwandelt (Taf. I Fig. 10), vermehren sich die Mesenchymzellen (*a*) fort und fort durch Theilung, entfernen sich hierbei von einander und durchwandern amöboid den Gallertkern mittelst langer, oft verästelter Pseudopodien. So ist schon auf dem Blastulastadium ein Mesenchym entstanden, dessen Zellen während des Larvenlebens dreierlei Functionen zu erfüllen haben. Ein Theil scheidet das Kalkskelet (*k*) aus, ein anderer lagert sich dem Vorderdarm an und wird zu seiner Ringmuskulatur, ein dritter Theil endlich bildet sich in stern- oder spindelförmige contractile Faserzellen um, welche sich einzeln in der Gallerte zwischen Bauch und Rücken oder zwischen Haut und Darm ausspannen.

Bis hierher gleicht die Entwicklung der Echinodermen derjenigen der Ctenophoren und Mollusken, insofern bei allen in analoger Weise ein sich histologisch weiter differenzirendes Mesenchym geliefert wird. Dann aber tritt ein Process ein, welcher der Leibeshöhlenbildung der Chaetognathen zu vergleichen ist. Das blinde Ende des Urdarms erweitert sich und treibt zwei laterale Aussackungen (Taf. I Fig. 10 *Me*); diese schnüren sich bei den einzelnen Abtheilungen der Echinodermen in etwas verschiedener Weise ab und stellen zwei Säcke dar, welche zum Coelom

und Wassergefäßssystem des ausgebildeten Thieres werden. Leider ist es zur Zeit noch unbekannt, in welcher Weise sich die Epithelauskleidung des Enterocoels histologisch weiter differenzirt, wie denn überhaupt die ganze spätere histologische Entwicklung der Echinodermen ein völlig unangebautes und daher für Untersuchungen dankbares Feld abgiebt. Vor allen Dingen ist hier die wichtige Frage zu beantworten, ob die Körpermuskulatur aus dem Mesenchym oder aus dem Epithel des Enterocoels ihren Ursprung herleitet, ob sie sich mithin nach dem Typus der Ctenophoren und Mollusken oder nach dem Typus der Chaetognathen entwickelt. Auf jeden Fall besteht in der Entwicklung der Chaetognathen und der Echinodermen die wichtige Uebereinstimmung, dass bei beiden der Urdarm sich sondert in den bleibenden Darm und in zwei den letzteren umhüllende Divertikel, in welche die Geschlechtsorgane zu liegen kommen.

Durch die auf den vorausgehenden Seiten vorgenommene Beurtheilung der Keimblattbildung und histologischen Differenzirung der Coelenteraten, Chaetognathen, Mollusken und Echinodermen glauben wir zu einem dreifachen Resultate gelangt zu sein:

Einmal haben wir an recht durchsichtigen Beispielen gezeigt, dass bei der Bildung des Mesoderms sich verschiedenartige Processe abspielen und dass das indifferente Zellenmaterial, welches sich zwischen Ektoblast und Entoblast einschiebt, keineswegs überall gleichwerthig ist. Dasselbe konnte entweder als Mesenchym oder durch Einfaltung des Entoblasts (unter Divertikelbildung des Urdarms) angelegt werden. Je nachdem das eine oder das andere oder beides zugleich geschieht, gewinnt die Schicht zwischen den beiden primitiven Keimblättern eine dreifach verschiedene Bedeutung. Im ersten Fall treffen wir als Mesoderm bei den Larven nur eine Stützsubstanz mit zerstreuten Zellen an (Coelenteraten, Mollusken). Im zweiten Fall schieben sich zwischen Ektoblast und Entoblast zwei neue epithelial angeordnete Zellenlagen (parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts) ein (Chaetognathen). Im dritten Falle endlich kommt es zwischen den beiden primitiven Keimblättern sowohl zur Ausbildung eines Mesenchyms, als auch zu Hohlräumen mit epithelialen Wandungen, welche abgeschnürte Divertikel des Urdarms sind.

Zu einem zweiten Resultate von allgemeinsten Bedeutung führte

uns die Untersuchung der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Gewebe. Indem wir die histologische Differenzirung der einzelnen Körperschichten bei den Hydromedusen, Actinien und Chaetognathen einerseits, bei den Ctenophoren und Mollusken andererseits unter einander verglichen, wurden wir darauf geführt, die Gewebe ihrer Genese nach in mesenchymatöse und epitheliale einzutheilen und konnten zeigen, dass jedes Keimblatt die Fähigkeit zu den verschiedenartigsten Umbildungen besitzt.

Das dritte Resultat endlich besteht in dem Nachweis, dass die Verschiedenartigkeiten in den ersten Entwicklungsvorgängen sich auch noch im definitiven Bau des Organismus und in der feineren Structur seiner Gewebe erkennen lassen. Muskeln epithelialen Ursprungs tragen in ihrer Structur und Anordnung ein anderes Gepräge als Muskeln, welche durch Differenzirung von Mesenchymzellen entstanden sind. Ein Schizocoel ist von einem Enterocoel auch beim erwachsenen Thiere meist noch zu unterscheiden. Ersteres setzt ein reichlicher entwickeltes Mesenchym voraus und erscheint mehr in der Form unregelmässiger mit dem Blutgefässsystem communicirender Lacunen. Letzteres ist ein zusammenhängender Raum, von Epithel ausgekleidet, ursprünglich ohne Beziehung zu den Blutbahnen und bedingt die Anwesenheit und charakteristische Beschaffenheit einiger anderer Organe, wie des Darmfaserblatts, der dorsalen und ventralen Mesenterien, der Geschlechtsdrüsen, welche vom Epithel der Leibeshöhle abstammen etc. Wird dies zugegeben, dann wird man auch bei einer genauen Kenntniss der Organologie und Histologie eines ausgebildeten Thieres sich Rückschlüsse auf die ursprünglichen Entwicklungsprocesse gestatten dürfen; man wird dies mit Nutzen namentlich in solchen Fällen thun, in welchen die Deutung entwicklungsgeschichtlicher Bilder mit Schwierigkeiten verknüpft ist.

Durch die Behandlungsweise, welche wir bisher in unserem Aufsatz eingehalten haben, stellen wir uns in Gegensatz zu zahlreichen Embryologen, welche allein von entwicklungsgeschichtlichen Befunden ausgehend das Bestreben haben, die an einem Objecte gewonnenen Beobachtungsergebnisse auch auf die übrigen zu übertragen, wie denn z. B. Lankester (170) überall die Muskulatur vom äusseren Keimblatte ableiten und überall das Coelom auf Urdarmdivertikel zurückführen will, oder wie Rabl (68) und Hatchesek (102) bestrebt sind, die von ihnen bei Mollusken aufgefün-

denen grossen „Mesodermzellen“ als ein allgemeines Vorkommniss nachzuweisen und als homologe Gebilde zu deuten. Nach unserer Ansicht dagegen wird eine Lösung der schwierigen Mesodermfrage nur auf dem Wege herbeigeführt werden können, dass die generalisirende durch eine mehr kritische, individualisirende Beurtheilung der vorliegenden Thatsachen verdrängt wird. Eine mehr kritische Beurtheilung wird aber von selbst schon Platz greifen müssen, wenn man bei Beobachtung des embryonalen Geschehens mehr als bisher das Endziel der embryonalen Processe, die Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten der definitiven Zustände, in das Auge fasst und wenn man dabei auch die histologische Umwandlung der embryonalen Zellen berücksichtigt und nicht, wie es so häufig geschieht, gerade beim Eintritt derselben die Untersuchung abbricht. Erst dadurch, dass man alle Instanzen berücksichtigt, wird man die Gefahr vermeiden, Entwicklungsvorgänge als gleichartig zu betrachten, welche mit einander nichts zu thun haben, da sie zu ganz entgegengesetzten Resultaten führen. Mit einem Worte, die vergleichende Embryologie muss durch stete Berücksichtigung aller histologischen und anatomischen Verhältnisse sich als Theil einer vergleichenden Morphologie darstellen.

In diesem Sinne wollen wir unsere Aufgabe auch auf den folgenden Blättern durchführen, nachdem wir durch die Vergleichung der Coelenteraten, Mollusken, Chaetognathen und Echinodermen gleichsam die Fundamente für den weiteren Aufbau gelegt haben. Gesichtspunkte, die bisher an einzelnen Fällen gewonnen wurden, sollen jetzt durch vergleichende Untersuchung aller übrigen Thierstämme auf ihre allgemeinere Verwerthbarkeit geprüft und so der Versuch gewagt werden, eine Summe allgemeiner Bildungsgesetze im ganzen Thierreich nachzuweisen. Bei der Durchführung unseres Planes wollen wir in der Weise verfahren, dass wir zuerst jeden Thierstamm gesondert betrachten und jedesmal untersuchen, in welcher Weise sich das Mesoderm entwickelt, wie es sich histologisch differenzirt, wie die in ihm enthaltenen wichtigsten Organsysteme gebaut sind und in welchem Verhältniss sie zu einander stehen. Alsdann werden wir einen Ueberblick über die verschiedene Entwicklung und den verschiedenen Bau der wichtigsten Organsysteme im Thierreich geben. Drittens wird sich daran ein Abschnitt anreihen, in welchem die erhaltenen Befunde auf ihre systematische Verwerthbarkeit geprüft werden sollen. Endlich werden wir noch in drei Kapiteln allge-

meinere Fragen besprechen, auf welche uns die früheren und die vorliegenden Untersuchungen geführt haben. Ein Kapitel wird darüber handeln, was man unter einem mittleren Keimblatt zu verstehen habe? ein anderes wird die Erscheinungen und Ursachen der thierischen Formbildung und ein drittes Kapitel die Geschichte der Coelomtheorie zum Gegenstand haben.

Indem wir uns jetzt gleich zur Betrachtung der einzelnen Thierstämme wenden, bemerken wir noch im Voraus, dass wir dieselben nach der Entwicklungsweise und dem Bau des Mesoderms in zwei grosse Abtheilungen scheiden, von welchen wir die eine als Pseudocoelier, die andere als Enterocoelier bezeichnen.

Specieller Theil.

I. Betrachtung der einzelnen Tierclassen.

A. Die Abtheilung der Pseudocoelien.

Die erste Hauptabtheilung der Bilaterien oder die Pseudocoelien schliessen sich nach Bau und Entwicklung den Mollusken an; sie erreichen im Allgemeinen nicht die Höhe der Organisation, welche wir für die zweite Hauptabtheilung nachweisen können. Der Umstand, dass nur zwei epitheliale Flächen oder Keimblätter, der Ektoblast und der Entoblast, das Wachsthum vermitteln, behindert zweifellos eine reichere Gliederung und Entfaltung der Organisation; denn so umbildungsfähig das Mesenchym an sich auch sein mag, so fehlt ihm doch die regelmässige Anordnung des Zellenmaterials, welche die Epithelschichten auszeichnet. Mit der beschränkten Entwicklung der Epithelien hängt im Wesentlichen auch der compacte Charakter des Körpers der Pseudocoelien zusammen, so dass der Ausdruck „massiger Typus“, den der so fein beobachtende C. E. v. Baer für die Mollusken zuerst anwandte, auch für die übrigen Formen zu Rechte besteht.

Bei der Entscheidung, welche Thierabtheilungen zu den Pseudocoeliern gehören, verdient natürlich in erster Linie die Entwicklungsgeschichte der mittleren Körperschicht oder des Mesoderms Berücksichtigung; dasselbe besteht in seiner ersten Anlage aus wenigen vereinzelter Zellen, welche von den primären Keimblättern aus in den Zwischenraum des Blastocoels gelangen. Ferner ist aber auch von Wichtigkeit der Bau des Mesoderms beim ausgebildeten Thiere, welcher durch die ganze Entwicklungsweise ein besonderes Gepräge aufgedrückt erhält. Eine Leibeshöhle fehlt oder wird nur durch ausgedehnte Gewebsspalten repräsentirt, welche selten zu einem einheitlichen Schizocoel zusammenfliessen. Die Muskulatur erscheint in der Form contractiler Faserzellen, welche zumeist unregelmässig angeordnet und in ihrem Verlauf vielfach gekreuzt sind. Dazu gesellt sich endlich die Beschaffen-

heit des Nervensystems, der Wassergefässe und der Geschlechtsorgane.

Zu den Pseudocoeliern rechnen wir die Bryozoen, Rotatorien und Plathelminthen, welche wir in der hier angegebenen Reihenfolge besprechen wollen; zuvor möchten wir jedoch bemerken, dass unsere Kenntnisse vom Bau und von der Entwicklung dieser 3 Thierabtheilungen Vieles zu wünschen übrig lassen. Namentlich ist auf dem Gebiet der Ontogenie noch wenig geschehen, so dass wir unser Augenmerk mehrfach allein dem anatomischen Charakter der Thiere wenden müssen. Für die zahlreichen Embryologen, welche alles Heil für die systematische Anordnung des Thierreichs von der genauen Kenntniss der Zellenverschiebungen am Keim erwarten, wird dadurch unsere Darstellung wahrscheinlich sehr an Glaubwürdigkeit verlieren. Wer aber das Ganze der Organisation in's Auge fasst, im ausgebildeten Thier den Gang seiner Entwicklung wiederzufinden sucht und die Entwicklungsvorgänge nur im Hinblick auf den definitiven Bau betrachtet, wird immer noch genug des Positiven entdecken, um sich ein wenn auch vielleicht nur provisorisches Urtheil zu bilden.

1. Die Bryozoen.

Bei der Betrachtung der Bryozoen gehen wir von den Endoprocten aus, erstens weil dieselben nach den übereinstimmenden Angaben der meisten Forscher, welche sich mit den Bryozoen befasst haben (Nitsche (19—22), Vogt (25), Hatschek (17), wahrscheinlich die Ausgangsformen der ganzen Abtheilung bilden, und zweitens weil sie anatomisch und entwicklungsgeschichtlich durch die zahlreichen Untersuchungen der Neuzeit genauer bekannt geworden sind als die Ektoprocten, deren Organisation eine sehr verschiedenartige morphologische Deutung erfahren hat.

Ueber die Genese der Keimblätter besitzen wir genaue Angaben durch die auf *Pedicellina echinata* sich beziehende Arbeit Hatschek's, welcher zufolge die grösste Uebereinstimmung mit den Mollusken herrschen würde. Nachdem das Gastrulastadium durch Einstülpung des Entoblasts erreicht worden ist, machen sich zwei durch Grösse ausgezeichnete Zellen am Urmundrand bemerkbar, welche ihren ursprünglichen Platz verlassend sich zwischen Ektoblast und Entoblast einschieben. Während die beiden primitiven Körperschichten auseinanderweichen und so einen Zwischenraum entstehen lassen, vermehren sich die beiden Zellen,

„die Urzellen des Mesoderms“, durch Theilung zu einem Zellenhaufen, dessen Elemente sich in dem Zwischenraum ausbreiten, bis sie einzeln oder in kleineren Gruppen überall zwischen den beiden primären Keimblättern zerstreut sind. Auf diese Weise entsteht ein typisches Mesenchym, welches die Muskeln, die stern- oder spindelförmigen Zellen des Körperparenchyms und nach Hatschek auch die Geschlechtsorgane (?) liefert.

Hatschek nennt den Raum zwischen Ektoblast und Entoblast die Leibeshöhle und giebt an, dass sie continuirlich in die Leibeshöhle der Pedicellina übergehe. Indessen haben denn die endoprocten Bryozoen überhaupt eine Leibeshöhle? Wir glauben diese Frage auf Grund der vorliegenden Literaturangaben verneinen zu müssen. Die Schilderungen, welche Kowalevsky (18), Salensky (24), Vogt (25), Nitsche (22) und O. Schmidt (23) von Loxosoma und Pedicellina geben, stimmen darin überein, dass der schmale Raum zwischen dem Darm und dem Integument des kelchförmigen Körpers von spindeligen und verästelten Zellen durchsetzt wird, welche namentlich bei den Loxosomen ein schönes „schwammartiges (Schmidt) Netzwerk“ erzeugen (Taf. II Fig. 7). Ein solches Zellennetz ist nur möglich, wenn eine gallertige Grundsubstanz vorhanden ist, deren Existenz auch für Pedicellina von Nitsche, für Loxosoma von Nitsche, Vogt und Salensky mit Bestimmtheit behauptet wird. Beide Organismen gehören somit zu den parenchymatösen Thieren.

Wie in der Entwicklung eines Mesenchyms und in dem primären Mangel einer Leibeshöhle, so geben die endoprocten Bryozoen auch in der Beschaffenheit der Muskulatur ihre Zugehörigkeit zu den Pseudocoeliern zu erkennen. Die Muskeln (Taf. II Fig. 7 *mm*) sind contractile Faserzellen, welche meist einkernig sind und entweder isolirt oder zu kleineren Bündeln vereint verlaufen; sie entwickeln sich aus den in der Gallerte verbreiteten Zellen des Mesenchyms. Häufig sind die Muskelfasern an ihren Enden verästelt (Schmidt, Hatschek) oder zu Netzen vereint (Hatschek, Nitsche), wodurch sie mit den Muskelfasern der Ctenophoren eine grosse Aehnlichkeit gewinnen. Um sich hiervon zu überzeugen, vergleiche man die Abbildungen Oskar Schmidt's und Nitsche's mit den von uns und Andern für die Ctenophoren gegebenen.

Im Gegensatz zu den Endoprocten geben uns die Ektoprocten, die zweite Hauptabtheilung der Bryozoen, wenig Anhaltspunkte zur näheren Bestimmung ihrer organologischen Stellung.

Es ist schon ein Uebelstand, dass die ersten uns hier ganz besonders interessirenden Stadien der Entwicklung wie überhaupt fast alle im Inneren des Embryo und der Larve sich vollziehenden Veränderungen durchaus unaufgeklärt sind trotz der zahlreichen und umfangreichen Untersuchungen, welche erst neuerdings von Barrois (16) veröffentlicht wurden. Dazu kommt dann weiter, dass uns auch das rechte Verständniss für die Bryozoen-Anatomic fehlt, wie dies sofort bei einer näheren Betrachtung der Leibeshöhle klar wird. Die Leibeshöhle ist ein weiter Raum zwischen Darm und Körperwand, nach der Allman-Leuckart'schen Auffassung, welcher wir übrigens nicht beipflichten, zwischen Polypid und Cystid; sie wird von einem besonderen Epithel ausgekleidet, welches bei manchen Arten, z. B. den Süsswasserbryozoen (Nitsche), flimmert und stets die zwischen Darm und Leibeswand ausgespannten Muskeln etc. überzieht. In den Raum hinein fallen die reifen Geschlechtsproducte, nachdem sie in den Wandungen entstanden sind, während dieselben bei den Loxosomen und Pedicellinen in besonderen drüsigen Organen erzeugt und mittelst besonderer Ausführungsgänge direct nach aussen befördert werden.

Haben wir hier ein Schizocoel nach Art der Mollusken oder ein Enterocoel wie bei den Chaetognathen oder endlich eine Bildung *sui generis*, vielleicht eine Ektodermeinstülpung vor uns, welche zu der Entwicklung der Geschlechtsorgane in Beziehung steht? Wir wagen diese Frage, welche selbst unter den besten Kennern der Bryozoenorganisation eine verschiedene Beantwortung finden möchte, nicht genauer zu erörtern, da hierüber durchaus keine entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen vorliegen. Wir beschränken uns auf die Bemerkung, dass ein Vergleich mit den Endoprocten zur Frage anregt, ob nicht die Leibeshöhle der Ektoprocten eine ausgedehnte Genitaldrüse ist.

Als einziges Moment, welches für eine Verwandtschaft mit den übrigen Pseudocoeliern spricht, bleibt uns der Charakter der Muskeln übrig; dieselben sind einzellige, einkernige Fasern, welche isolirt verlaufen und sich häufig an den Enden verästeln.

2. Die Rotatorien.

Bei der Bestimmung der Stellung der Rotatorien können wir uns auf keine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen berufen. Denn die ausführlichste und neueste Arbeit über diesen Gegenstand giebt uns, wie es bei den Schwierigkeiten, welche einer ge-

nauen Untersuchung entgegenstehen, leicht verständlich ist, über die sich im Inneren des Embryo abspielenden Vorgänge durchaus unzureichende Aufschlüsse (Salensky) (14). Bei der Frage nach der morphologischen Bedeutung des Mesoderms sind wir daher zur Zeit einzig und allein auf die Beurtheilung des Baues der entwickelten Thiere angewiesen.

Die Muskeln erinnern an die Muskeln der Bryozoen; als isolirte Fasern, bald glatt bald quer gestreift, an ihren Enden nicht selten verästelt (Leydig) (12), wie bei Trochosphaera (Semper) (15), Floscularia (Grenacher) (11), durchsetzen sie den ansehnlichen Raum, welcher Darm und Körperwand von einander trennt, und in welchem die übrigen Organe, Ganglion, Geschlechtsorgane, Wassergefäße lagern. Dieser Raum ist die Leibeshöhle der Autoren; zur näheren Charakteristik derselben fügen wir noch hinzu, dass sie von keinen besonderen Wandungen begrenzt wird, sondern sich zwischen das ektodermale Epithel der Körperoberfläche und das entodermale Epithel des Darmcanals einschiebt. Sie kann daher weder als Enterocoel noch als ein Schizocoel gedeutet werden, da sie weder eine epitheliale Auskleidung besitzt, noch auch einen Spalt im Mesoderm vorstellt; sie ist ein Blastocoel, wenn anders sie nicht überhaupt nach Analogie mit den Pedicellinen durch Gallerte vollständig ausgefüllt ist.

Bei den Rotatorien begegnen wir ferner einer Form des Wassergefäßsystems, die sonst nur noch bei den Plattwürmern vorkommt und vielleicht ebenfalls als ein Merkmal der Pseudocoelien angesehen werden kann. Zwei longitudinale Hauptstämme münden in eine nach aussen sich öffnende contractile Blase; sie sind mit je 4 feinen Nebenästen besetzt, welche nach dem Innern des Körpers hin mit Flimmertrichtern enden. Aus der Existenz der Flimmertrichter auf die Existenz einer Leibeshöhle zu schliessen, dürfte nicht ganz berechtigt sein. Denn bei den Plattwürmern fehlt eine Leibeshöhle und sind Trichter vorhanden, welche hier mit äusserst feinen Gewebsspalten communiciren; flimmernde Stomata sitzen auch an den Gastrovascularcanälen der Ctenophoren und grenzen hier direct an die gallertige Grundsubstanz des Körpers.

Rotatorien und Bryozoen (besonders die Endoprocten) haben, wie dies schon häufig betont worden ist, Vieles gemeinsam. Vom Standpunkt der Blättertheorie aus beurtheilt sind sie aus zwei Epithellamellen aufgebaut, zwischen denen isolirte Zellen mit-

ten inne liegen und zum Theil zu Muskeln, zum Theil wohl auch zu Nerven differenzirt sind. Die isolirten Zellen stellen ein Mesenchym dar, welches wohl bei keinem anderen Thier sich dauernd durch eine so einfache Beschaffenheit auszeichnet.

3. Die Plathelminthen.

Einen sicheren Boden gewinnt unser Urtheil in der Gruppe der Plathelminthen, bei denen wir mit den zweifellos ursprünglichsten Formen, den Turbellarien, beginnen. Entwicklungsgeschichtliches lässt sich zwar auch hier wenig berichten, um so wichtigere Aufschlüsse erhalten wir beim Studium der Anatomie.

Die erste Anlage der mitleren Körperschichten würde nach den neuerdings veröffentlichten Beobachtungen von Hallez (30) am meisten an die Verhältnisse der Mollusken erinnern. Vier Zellen, ihrer Entstehung nach mit dem Entoblast näher als mit dem Ektoblast verwandt, schieben sich zur Zeit des Gastrulastadiums zwischen beide Keimblätter ein und vermehren sich zu einer mittleren Zellenmasse, einem Mesenchym, aus welchem die Binde substanz, die Muskeln und sogar das Nervensystem hervorgehen sollen.

Später sind die Turbellarien parenchymatöse Thiere, bei denen ausser den Lumina der Darmdivertikel keine grossen Hohlräume existiren. Auf einem Querschnitt durch eine Planarie (Taf. I Fig. 1) sind Muskeln, Binde substanz und die in sie eingebetteten Geschlechts-Organe, Darmverästelungen, Ganglien und Nervenstränge so dicht in und an einander gefügt, dass kaum hier und da kleine Spalträume übrig bleiben. Am leichtesten sind solche Spalträume noch im Umkreis der Darmverästelungen zu sehen, wo überhaupt das Gewebe eine lockere Beschaffenheit annimmt. So ist es auch bei der neuen von v. Jhering (32) entdeckten *Graffilla muricola* und einer von Lange (35a) beschriebenen mit der *Graffilla* nahe verwandten parasitischen Turbellarie. Das System der Bindegewebslücken scheint bei vielen Landplanarien den Angaben Moseley's (37) zu Folge viel ansehnlicher zu sein, so dass der englische Forscher von einer Leibeshöhle spricht; auch von anderen Forschern, so namentlich von Graff (28), welcher ein sehr umfangreiches Turbellarienmaterial untersucht hat, wird angegeben, „dass das verästelte, netzartig anastomosirende Balkenwerk der Binde substanz bald dick, mit der Neigung breite, zusammenhängende Platten zu bilden, bald spärlich und dünn sei, so dass sich alle

Uebergänge von scheinbaren Acoelomiern zu unzweifelhaften Coelomaten vorfinden“ eine Ansicht, welche von Claus (157^a) in seinem Lehrbuch angenommen worden ist. Wir wollen hier nicht die Berechtigung dieser Benennung erörtern, weil wir später hierauf noch einmal zurückkommen werden, sondern beschränken uns darauf, das principiell Wichtige festzustellen. Da kann es denn nicht zweifelhaft sein, dass das als Leibeshöhle gedeutete Lückensystem der Planarien mit dem von Anfang an einheitlichen Hohlraum der Chaetognathen nichts zu thun hat, wohl aber mit den lacunären Hohlräumen der Schnecken auf gleiche Stufe gestellt werden muss. Aehnlich den Lymphräumen höherer Thiere sind es beidesmal Lücken und Spalten im Mesenchym.

Mit den Schnecken theilen ferner die Plattwürmer die Beschaffenheit der Muskelfasern. (Taf. I Fig. 1). Diese sind kernhaltige contractile Faserzellen, keine Primitivbündel oder Blätter, entstanden aus Aneinanderfügung einzelner Fibrillen. Die contractile Substanz ist in langen Fäden abgelagert, denen, so weit wir auf Schnitten und durch Maceration mittelst Salpetersäure erkennen konnten, die Muskelkörperchen einzeln äusserlich angefügt sind. Letztere bilden daher nicht, wie es sonst der Fall zu sein pflegt, als Marksubstanz die Axe der Faser. Von besonderem Interesse ist es, dass auch wieder die Verästelungen an den Muskelfaserenden zur Beobachtung gelangen, wie sie bei den aus dem Mesenchym hervorgegangenen Faserzellen der Ctenophoren, vieler Mollusken, Bryozoen und Rotatorien aufgefunden werden. Sie wurden zuerst von Hallez (30) nachgewiesen, dessen Angaben wir mehrfach haben bestätigen können.

Die Muskelfasern (*mm*) liegen einzeln oder zu kleinen Bündeln vereint in der Bindesubstanz, indem sie 4 verschiedene Verlaufsrichtungen einhalten. Dicht unter der Basalmembran des Epithels finden sich zwei Systeme feiner Fäserchen, die im Allgemeinen von links nach rechts verlaufen, aber derart angeordnet sind, dass sie sich unter stumpfen Winkeln schneiden; sie sind so unscheinbar bei unseren Süsswasserplanarien, dass wir sie nur auf die Autorität Moseley's hin, welcher sie bei anderen Planarien viel stärker entwickelt antraf, für Muskelfasern erklären. Darauf folgt eine Lage longitudinaler Faserbündel. Alle übrigen Muskeln durchsetzen das Körperparenchym entweder in dorsoventraler oder in querer Richtung, indem sie dabei gegenseitig ihren Lauf sowie den Lauf der subepidermoidalen Muskelfasern kreuzen. In Folge der

vielfältigen Muskeldurchkreuzung ist der Körper der Planarien ein nach allen Richtungen hin contractiles Parenchym.

So sprechen zwei wichtige Punkte im Bau der Plattwürmer, der Mangel des Enterocoels und die Beschaffenheit und Anordnung der Muskeln zu Gunsten der auch entwicklungsgeschichtlich begründeten Ansicht, dass die mittlere Körperschicht als Mesenchym oder Secretgewebe angelegt wird. Wahrscheinlich wird sich hierzu noch ein drittes dem Nervensystem entnommenes Merkmal hinzugesellen, das wir hier etwas eingehender erläutern wollen.

Bei den in unseren Bächen so häufigen Süßwasserplanarien haben zahlreiche neuere Forscher (Ratzel (106), Moseley (37) u. A.) auch mit Anwendung der modernen Untersuchungsmethoden vergeblich nach einem Nervensystem gesucht. Hallez (30) (p. 14), dem es ebenfalls so ergangen ist, äussert sich darüber folgendermaassen. „Ich habe niemals die geringste Spur des Nervensystems auf den Schnitten, welche ich durch *Planaria fusca* und *Pl. nigra*, *Dendrocoelum* und *Rhynchodemus terrestris* gelegt habe, finden können. Es scheint daher heutzutage sicher bewiesen, dass die Land- und Süßwasserplanarien kein localisirtes Nervensystem besitzen.“ Wir haben daher die Süßwasserplanarien selbst untersucht (31) und sind dabei zu Ergebnissen gelangt, welche die Anwesenheit eines Nervensystems, freilich eines unvollkommen localisirten, darthun. Der als Centralorgan zu deutende Theil des Nervensystems lagert vor dem Schlund, mitten zwischen der dorsalen und ventralen Fläche des Körpers, mit den beiden Augenflecken etwa auf gleicher Höhe. Er ist eine Anhäufung einer fein faserigen, körnigen Masse, welche von der Umgebung nicht scharf abgegrenzt ist (Taf. I Fig. 1 *N*), in dorsoventraler Richtung wird er von zahlreichen Zügen von Muskelfasern durchsetzt, welche durch die Lagerung des Nervensystems nicht im mindesten in ihrer Anordnung bestimmt werden und nicht weniger häufig sind als zu beiden Seiten des Nervensystems. Dem letzteren wird dadurch noch mehr der Charakter eines in sich abgeschlossenen Organs genommen, was besonders an Schnitten auffällt, welche parallel der Richtung der dorsalen und ventralen Fläche geführt worden sind; hier sieht man, wie die faserigen Züge des Nervensystems durch grössere und kleinere Inseln anderweitiger Gewebe (*mm*) unterbrochen werden (Taf. I Fig. 1 u. Fig. 7). Damit hängt es ferner zusammen, dass es unmöglich ist an Planarien, welche mit Salpeter-

säure behandelt sind, das Centralnervensystem zu präpariren. Vom Auge ausgehend haben wir unter dem Präparirmicroscop den ganz ansehnlichen Nervus opticus bis an das Centralnervensystem heran verfolgt; suchten wir aber dieses weiter darzustellen, so erhielten wir nichts als ein Netz feinfaseriger, unter einander anastomosirender Stränge, welche sich vom N. opticus in ihrem Aussehen nicht unterscheiden.

Am meisten macht das Nervensystem den Eindruck einer compacten Masse auf gewöhnlichen Querschnitten, d. h. Schnitten, die senkrecht zur Längsaxe in dorsoventraler Richtung angefertigt werden, weil man dann die dorsoventralen Muskelzüge parallel schneidet. (Taf. I Fig. 1 *N*). Der Durchschnitt des Nervensystems hat eine ovale Gestalt; in der Mitte am breitesten verschmälert er sich beiderseits, so dass es unmöglich ist ein linkes und rechtes Ganglion und eine beide verbindende Commissur zu unterscheiden.

Von dem beschriebenen Centralorgan aus steigen zwei Nervi optici in einem nach aussen convexen Bogen aufwärts zu den Augen; vier feine Nervenästchen verlaufen nach vorn und zwei sehr starke Stämme nach hinten; letztere sind auf Querschnitten häufig in zwei oder 3 Bündel getheilt, indem sie ebenfalls von anderweitigen Gewebselementen durchsetzt werden. In ihrer feineren Structur verhalten sich alle Theile des Nervensystems, periphere wie centrale, ganz gleich. Sie sind ein Geflecht feinsten Fäserchen untermischt mit spärlichen bi- und tripolaren Zellen; ausserdem sind die einzelnen Stränge auf ihrer Oberfläche mit einer Lage von Zellen bedeckt, deren Natur wir nicht näher untersucht haben, welche aber wohl Ganglienzellen sind, da sonst das Nervensystem ausserordentlich arm an Nervenzellen sein müsste.

Ganz ähnliche Verhältnisse scheinen bei den Landplanarien wiederzukehren, bei denen Moseley (37) sich ebenfalls vergeblich nach einem Nervensystem umgethan hat. Kennel (33) ist hier glücklicher gewesen. Er erkannte die schon früher beschriebenen Seitenstränge (primitive vascular system Moseley's) als „Längsnerven, die sich im Kopftheil zu einem wohl ausgebildeten allerdings nicht bindegewebig scharf abgegrenzten aber deutlich zweilappigen Gehirn vereinen.“ „Im Verlauf der Seitennerven“, heisst es weiter, „treten äusserst zahlreiche, aber verschieden starke und nicht sehr regelmässig auf einander folgende Commissuren von einem Nerven zum andern, so dass wir hier ein wirkliches Strickleiternnervensystem vor uns haben.“ Möglich ist es, dass auch bei den Süsswasserplanarien Commissuren existiren.

Bei den meisten Turbellarien endlich ist das Nervensystem

höher entwickelt und zeigt paarige durch Commissuren unter einander verbundene Ganglien, wie dies Quatrefages, O. Schmidt und neuerdings ganz besonders A. Lange (34) nachgewiesen haben. In diesen Fällen ist aber auch das Centralorgan scharf abgegrenzt und von einer besonderen bindegewebigen Kapsel umschlossen; mit der Hirnkapsel verwachsen die Muskelfasern, dringen aber nicht mehr in das Innere des Centralnervensystems hinein.

Wir haben also bei den Turbellarien verschiedene Stufen in der Ausbildung des Nervensystems vor uns; in dem einen Falle, bei den Land- und Süswasser-Planarien, zeigt es einen diffuseren Charakter und ist unvollkommen centralisirt; im anderen Falle, bei den dendrocoelen Meeresbewohnern, ist eine Centralisation eingetreten. Soweit würden die Verhältnisse nichts Auffälliges haben, da ja in der Classe der Zoophyten uns genügende Beispiele geringerer und grösserer Centralisation bekannt sind; sie gewinnen aber sofort an Bedeutung, wenn wir bedenken, dass bei den Planarien ein gering centralisirtes Nervensystem im Mesoderm gelegen ist. Ein derartiger Zustand ist von keinem Thier bekannt. Wo in der Abtheilung der Würmer und Echinodermen das Nervensystem auf einer niedrigen Entwicklungsstufe verharret, äussert sich dies in der ektodermalen Lagerung. Bei den Sagitten, vielen Anneliden sind das obere und das untere Schlundganglion sammt der Kette der Bauchganglien noch im Ektoderm gelegen, im Uebrigen aber fast vollkommen wie bei den Formen entwickelt, bei denen sie in das Mesoderm gerückt sind; wir finden also, dass das Nervensystem in den Fällen, wo bisher sein ektodermaler Ursprung auf vergleichend anatomischem und entwicklungsgeschichtlichem Wege nachgewiesen worden ist, schon im Ektoderm ein Centralorgan bildet, ehe es in das Mesoderm überwandert.

Wenn wir diese Verhältnisse vergleichend betrachten, so liegt die Frage nahe: Stammt das Nervensystem der Planarien aus dem Ektoblast oder nicht vielmehr aus dem Mesenchym? Letztere Möglichkeit erscheint uns um Vieles wahrscheinlicher. Die Art wie das Centralorgan von anderweitigen mesodermalen Gewebsbestandtheilen, Muskelfasern und Bindesubstanz, durchwachsen ist, würde bei der Annahme eines mesenchymatösen Ursprungs seine Erklärung finden, würde aber schwer verständlich sein, wenn

das Nervensystem vom Ektoblast aus in die mittlere Körperschicht übergetreten sein sollte. Die einzigen entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen Hallez's (30) sprechen ebenfalls zu Gunsten des Mesenchyms, und was die Einwürfe anlangt, welche man von allgemeineren Gesichtspunkten aus machen könnte, so haben dieselben geringere Bedeutung, als die Mehrzahl der Autoren ihnen beimisst. Bisher hat mit Recht der allgemeine Satz gegolten, dass das Centralnervensystem zu den Differenzirungen des Ektoblasts gehört. Der Satz gründete sich einerseits auf ein reiches Beobachtungsmaterial, andererseits auf allgemeine im Grossen und Ganzen auch zutreffende Erwägungen. Immerhin muss man aber hierbei im Auge behalten, dass solche Erfahrungssätze nur auf bedingte Giltigkeit Anspruch erheben können und stets gewärtig sein müssen, auf Ausnahmen und Einschränkungen zu stossen, wie denn gerade auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte viele allseitig anerkannte Verallgemeinerungen derartige Einschränkungen in den letzten Jahren erfahren haben.

Es ist nun leicht erweislich, dass fast alle Beobachtungen über den ausschliesslich ektodermalen Ursprung des Nervensystems sich auf Thiere beziehen, welche der zweiten von uns aufgestellten Gruppe angehören; bei den übrigen, speciell den Mollusken und Plattwürmern, lauten die Angaben widersprechend und nur bei den Bryozoen und Rotatorien wird übereinstimmend das Nervensystem vom Ektoderm abgeleitet.*

Auch die theoretischen Erwägungen gründen sich auf Voraussetzungen, welche nicht für alle Thiere in gleicher Weise zutreffen. Das Ektoderm gilt als Ausgangspunkt für die Bildung des Nervensystems, weil es seiner Lage nach die Beziehungen zur Aussenwelt unterhält und die Sinnesorgane entwickelt. Indessen im Anschluss an die Sinnesorgane entsteht immer nur ein Theil des Nervensystems, ein anderer Theil steht von Anfang an in Beziehung zur Muskulatur. Nur für den ersteren gelten die Erwägungen über die Nothwendigkeit eines ektodermalen Ursprungs, für den letzteren nicht; dieser wird sich vielmehr unter Umständen auch aus den die Muskeln liefernden Körperschichten hervorbilden können, als welche wir im vorliegenden Fall unzweifelhaft das Mesenchym anzusehen haben. Wenn wir nun weiter berücksichtigen, dass die Gruppe der Plattwürmer mit Sinnesorganen karglicher als andere Thierabtheilungen ausgestattet ist, so wäre es wohl denkbar, dass hier die Verhältnisse, welche in anderen Fällen die

Entwicklungsweise des Nervensystems beherrschen, nicht vorgelegen haben.

Inwieweit die von uns vorgetragenen Erwägungen berechtigt sind, kann nur durch weitere Beobachtungen entschieden werden, wir glaubten sie hier einflechten zu müssen, weil sie für die Auffassung, welche wir über die Entwicklung des Nervensystems der Mollusken ausgesprochen haben, weitere Stützpunkte liefern und in Aussicht stellen, dass in der Genese des Nervensystems ein neues für die Pseudocoelien charakteristisches Merkmal gegeben sei. Um demselben zunächst einmal einen bestimmten Ausdruck zu verleihen, bemerken wir nur noch, dass in der Abtheilung wahrscheinlich der motorische Theil der Centralorgane im Anschluss an die Muskulatur aus dem Mesenchym, der sensorielle Theil im Anschluss an die Sinnesorgane aus dem Ektoderm stammt. Je nachdem der eine oder der andere überwiegt, wird das Bild der Entwicklungsgeschichte verschieden ausfallen und entweder einen mesenchymatösen oder ektodermalen oder einen gemischten Ursprung andeuten.

Wie in so vielen Punkten, so würden auch in dieser Hinsicht die Thiere des mesenchymatösen Typus den Ctenophoren gleichen. Die Nerven der Ctenophoren sind im Secretgewebe und im Ektoderm diffus verbreitet; würde eine Centralisation des Nervensystems eintreten, so würde dieselbe schliesslich zu einer Vereinigung mesenchymatöser und ektodermaler Theile in einem Centralorgan führen.

Nachdem wir die Turbellarien eingehender besprochen und sie nach dem Verlauf ihrer Entwicklung, dem Bau ihrer Muskeln und ihres Nervensystems und nach dem Mangel eines Enterocoels als ächte Pseudocoelien erkannt haben, brauchen wir bei den Trematoden und Cestoden nur kurz zu verweilen, da zweifellos diese Thiere nichts sind als parasitisch rückgebildete Turbellarien. Dem entsprechend finden wir bei ihnen denselben parenchymatösen Habitus des Körpers, die gleiche Anordnungsweise der Muskeln und des Nervensystems wieder. Dabei liefern uns die Trematoden durch den Bau der Ganglien, die in Folge der Entwicklung der Saugnäpfe zur Innervirung derselben neu entstanden sind, interessante Beispiele, wie sich aus Zellen des Mesenchyms Ganglien hervorbilden. Nach den Angaben Lang's (35), auf welche wir uns bei der vorgetragenen Ansicht stützen, sind im Gewebe der Trematoden isolirte Ganglienzellen weit verbreitet, an der Basis der Saugnäpfe aber zu besonderen „Saugnapfganglien“ angehäuft.

Es kann vorkommen, dass das Saugnapfganglion z. B. bei den Distomen „entschieden viel mehr und grössere Ganglienzellen enthält als das Hirn“. Dass die Saugnapfganglien nicht vom Ektoderm abstammen, lässt sich bei ihrem Bau wohl kaum bezweifeln, auch wenn der entwicklungsgeschichtliche Nachweis noch nicht geliefert worden ist.

Während so im Allgemeinen die Cestoden und Trematoden dasselbe lehren, was wir schon von den Turbellarien wissen, können sie in Bezug auf ein Organ, das Wassergefässsystem, zu einer Vervollständigung unserer Anschauungen beitragen. Es kommen zwar höchst wahrscheinlich Wassergefässe auch bei den Turbellarien vor, allein sie sind hier wenig bekannt und wahrscheinlich auch schwer zu beobachten, so dass in der Neuzeit sogar ihre Existenz zumeist in Abrede gestellt wird. Dagegen sind diese Organe bei den parasitischen Plattwürmern wiederholt und sehr genau untersucht worden, kürzlich erst wieder von Bütschli (26) und von Fraipont (27), dessen Angaben wir uns im Folgenden anschliessen werden.

Das Wassergefässsystem der Trematoden und Cestoden setzt sich aus wenigen Hauptstämmen zusammen, welche sich zu einer contractilen Blase vereinigen und mittelst derselben nach aussen münden. Von den Hauptstämmen gehen zahlreiche Seitenäste ab, die viel feiner wie jene sind, bis an ihr Ende ein gleichmässiges Lumen trotz häufiger Verästelungen beibehalten und unter einander durch netzförmige Anastomosen vereinigt sind. An ihren Enden tragen die feinen Canäle eine kleine seitliche Oeffnung, an der ein lebhaft undulirendes Wimperlappchen sitzt; sie treten auf diese Weise mit den Gewebsspalten in Zusammenhang, welche nach allen Richtungen hin das Mesenchym durchsetzen. Mit Recht unterscheidet Fraipont diese Form der Wassergefässe von den Segmentalorganen der Anneliden und vergleicht sie dagegen mit den Wassergefässen der Rotatorien. Mit letzteren stimmen sie in folgenden wichtigen Punkten überein: 1. Der Apparat ist aus Hauptstämmen und seitlich abgehenden feinen Nebenästen gebildet. 2. Die Flimmertrichter münden nicht in eine weite Leibeshöhle, sondern in Spalträume des Mesenchyms. 3. Das periphere Ende zeichnet sich durch einen Sammelapparat, die contractile Blase, aus. Zum Beweis, dass die verästelten Wassergefässe und die Segmentalorgane einander nicht homolog sind, lässt sich noch anführen und ist auch von Fraipont geltend gemacht worden, dass die Larven der Anneliden allein mit Wassergefässen ausgerüstet sind, dass

diese bei der Entwicklung des gegliederten Körpers rückgebildet und durch die Segmentalorgane ersetzt werden. Wir werden später noch zu begründen versuchen, dass die verästelten Wassergefäße der mesenchymatösen, die Segmentalorgane dagegen der epithelialen Gewebsbildung angehören.

Die Nemertinen endlich, die letzte Abtheilung der Plattwürmer, werden von den meisten Zoologen als Organismen angesehen, welche aus den Turbellarien durch eine höhere Entfaltung der Organisation entstanden sind. Indessen fehlt es auch nicht an Stimmen, welche wie z. B. Semper (171), Mc. Intosh (44) und Hubrecht (43) eine nähere Verwandtschaft mit den Anneliden annehmen, was unter Zugrundelegung der von uns entwickelten Anschauungen Veranlassung sein möchte, die Thiere zu den Entero-coeliern zu stellen. Wenn wir selbst auch aus Mangel eigener genauerer Untersuchungen uns nur mit Vorsicht äussern können, so halten wir es doch für viel wahrscheinlicher, dass die Nemertinen ächte Plattwürmer sind und zwar die höchst organisirten dieser Gruppe; wir stützen uns dabei auf folgende entwicklungsgeschichtliche und anatomische Merkmale.

Ueber die erste Anlage des Mesoderms fehlen alle genaueren Beobachtungen, doch wissen wir durch die Angaben Hoffmann's (42), dass bei den sich direct entwickelnden Nemertinen (*Malacobdella*) die mittlere Körperschicht schon frühzeitig den Charakter eines Netzwerks verästelter anastomosirender Zellen annimmt und hierin dem Secretgewebe gleicht (Taf. I Fig. 8a). Dasselbe wird von Bütschli (39) für die Nemertinen mit Metamorphose behauptet. Wenn im *Pilidium* der *Nemertes* entsteht, sollen die zwischen Ektoblast und Entoblast vorhandenen verästelten Zellen die Muskulatur und die Bindesubstanz liefern. Dem widersprechen zwar Metschnikoff (46) und Barrois (38), indem sie, der erstere für das *Pilidium*, der zweite für die Desor'sche Larve, behaupten, dass die Muskulatur durch Delamination vom Ektoblast aus abgespalten werde, doch scheinen uns diese Angaben wenig Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, da die Delamination ein Zellbildungsvorgang ist, welcher zwar häufig beschrieben, niemals aber mit Sicherheit nachgewiesen worden ist.

Wenn wir den Bau der entwickelten Nemertine in Augenschein nehmen, so ist für uns in erster Linie der Mangel der Leibeshöhle von Bedeutung. Es ist wahr, dass auch hierüber die Mittheilungen in der Literatur zu keinen übereinstimmenden Resultaten geführt haben, indem manche Forscher eine Leibes-

höhle vermissen, wo andere eine solche beschreiben. Mc. Intosh zeichnet weder eine Leibeshöhle, noch thut er derselben in seiner Schilderung Erwähnung. Hoffmann und Kennel (45) geben sogar mit Bestimmtheit an, dass die Malacodellen und Land-nemertinen parenchymatöse Thiere seien. Dagegen sprechen Barrois, Graff (40) und Hubrecht wiederum von einer Leibeshöhle. Allein wer die Abbildungen der letztgenannten Autoren vergleicht, wird auf ihnen vergebens nach einem weiten Spalt zwischen Darm und Körperwand suchen; dafür stösst man in den Schilderungen zuweilen auf die Angabe, dass die Leibeshöhle von Bindegewebe erfüllt werde, was dann mit dem Mangel der Leibeshöhle gleichbedeutend sein möchte. Für letzteres sprechen auch eigene gelegentlich an einer ganzen Anzahl von Nemertinen angestellte Untersuchungen, die überall ergaben, dass zwischen Darm und Hautmuskelschlauch sich eine Schicht von Bindesubstanz einschiebt, die beide Theile zu einer soliden Masse verbindet.

Der histologische Charakter der in zwei Längs- und einer Ringfaserschicht angeordneten Muskelfasern ist noch nicht genügend aufgeklärt. Die von uns selbst angestellten Beobachtungen sprechen, ohne jedoch die Frage zu entscheiden, zu Gunsten der Ansicht, dass mesenchymatöse Muskeln vorliegen. Als Elemente der Muskellagen ergeben sich auf Querschnitten Fasern von ansehnlicher Dicke, die in verschiedener Weise angeordnet sind. Bei der Riesennemertine *Meckelia* (Taf. III, Fig. 1 f) verlaufen die Fasern bald einzeln bald in kleineren und grösseren Gruppen in der bindegewebigen Grundsubstanz. In jeder Gruppe ist gewöhnlich Faser an Faser dicht gefügt; nur selten sind sie in Kreise gestellt, so dass das Centrum jeder Gruppe frei bleibt. Eine solche ringförmige Anordnung ist dagegen bei einer nicht näher bestimmten Nemertesart (Taf. III, Fig. 2) überall erkennbar, wobei die Durchmesser der Ringe von sehr verschiedener Grösse sind. Das auf diese Weise entstehende Bild erinnert ausserordentlich an die Fibrillenbündel, welche von uns und Anderen im Mesoderm mancher Medusen und Actinien beobachtet worden sind, und könnte daher zu Gunsten der epithelialen Natur der Muskelfasern verwerthet werden. Allein wir vermochten nicht zu entscheiden, ob die Axe des Fibrillenbündels wie bei den genannten Coelenteraten von den Matrixzellen oder von Bindegewebe erfüllt sei; das würde von der grössten Bedeutung sein, da nur in dem erstgenannten Falle es sich um mehr als um eine unwichtige Aehnlichkeit der Anordnung handeln würde.

Bei den Borlasien endlich erhält man Querschnitte, auf denen Muskelfaser neben Muskelfaser lagert durch spärliche Zwischensubstanz verbunden, wie es in allen von glatten Muskelfasern gebildeten Organen der Fall ist. Nur dadurch, dass radiale Bindegewebszüge die Schicht durchsetzen, werden die longitudinalen Fasern zu grösseren Bündeln abgetheilt. Da nun auch die Abbildungen, welche Mc. Intosh, Graff, Kennel u. A. von Querschnitten durch die Körper von Nemertinen geben, es wahrscheinlich machen, dass contractile Faserzellen vorliegen, so neigen wir im Allgemeinen der Ansicht zu, dass die Nemertinen mit den Turbellarien zusammengehören und einen Theil der Pseudocoelien bilden.

Auch das Wassergefässsystem und das Nervensystem zeigen die wesentlich gleichen Verhältnisse wie bei den übrigen Plattwürmern. Die Wassergefässe folgen dem verästelten Typus; von M. Schultze entdeckt, wurden sie lange Zeit (von Graff, Hoffmann, Mc. Intosh) wieder in Abrede gestellt, bis sie in der Neuzeit von Semper (171) und Kennel (45) bestätigt worden sind; zum Unterschied von den Trematoden münden die beiden Hauptstämme des Systems getrennt durch zwei seitliche Pori; auch hat man noch keine Communicationen mit den Spalten des Mesenchyms, keine wimpernden Stomata auffinden können.

Wie sehr endlich das Nervensystem in seiner Anordnung an die Planarien erinnert, braucht hier kaum hervorgehoben zu werden; wichtiger ist es, dass auch in der feineren Structur sich unzweifelhaft eine grosse Aehnlichkeit ausspricht, worauf namentlich Hubrecht (43) aufmerksam gemacht hat. Die oberen Schlundganglien und Seitennerven bestehen aus einem faserigen Kern und einem Beleg von Ganglienzellen. Der faserige Kern wird von Muskelfasern durchbohrt; seine Structur ist eine spongiöse und „stimmt überein mit der von Lang für die Nerven der marinen Dendrocoelen beschriebenen.“ Das Alles sind weitere wichtige Instanzen zu Gunsten der von uns hier vorgetragenen Ansicht.

B. Die Abtheilung der Enterocoelien.

Wie schon im Namen „Enterocoelien“ ausgedrückt ist, wird die zweite Abtheilung der Bilaterien dadurch gekennzeichnet, dass vom Hautmuskelschlauch ausser dem Darm noch ein zweiter ursprünglich immer paariger Hohlraum umschlossen wird, welcher durch Ausstülpung aus dem Urdarm entstanden ist. Ferner begegnen wir in der Entwicklungsgeschichte der Enterocoelien ausser den

beiden primären Keimblättern der ersten Abtheilung noch zwei weiteren Keimblättern, welche sich zwischen jene trennend hineinschieben und durch Einfaltung vom Entoblast abstammen. Dadurch tritt die thierische Organisation auf eine höhere Stufe ihrer Ausbildung. Denn während bei den Bryozoen und Rotatorien, Molusken und Plathelminthen die Differenzirung der Organe und Gewebe nur von zwei epithelialen Flächen oder Keimblättern ausgeht, sind es jetzt deren vier, welche sich sehr verschiedenartig aus- und umbilden und eine ungleich reichere Gliederung der Formen hervorrufen, als es dort möglich war. Die neu geschaffenen Epithelflächen des parietalen und visceralen Mesoblasts betheiligen sich in den meisten Fällen in sehr bedeutsamer Weise am histologischen Differenzirungsprocess und liefern die Körpermuskulatur, die Geschlechts- und Excretionsorgane. Daher hat denn auch der epitheliale Typus der Gewebsbildung über den mesenchymatösen ein entschiedenes Uebergewicht.

Zu den Enterocoeliern, deren eigenthümliche Organisationsverhältnisse wir in der Einleitung bereits an den Beispielen der Chaetognathen und Echinodermen erläutert haben, gehören die meisten und wichtigsten Thierstämme.

Wir rechnen hierher die Brachiopoden, die Enteropneusten, die Anneliden und Nematoden, die Vertebraten und die Arthropoden. Bei einem Theil derselben beobachtet man im Laufe ihrer Entwicklung mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit die Betheiligung von Aussackungen des Darmkanals an der Bildung des Mesoderms, während bei den übrigen die Verhältnisse mehr verschleiert sind. Wir beginnen mit den leichteren Fällen und besprechen daher zuerst die Brachiopoden und die Enteropneusten.

1. Die Brachiopoden.

Für die Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden sind die im Jahre 1874 veröffentlichten Untersuchungen von Kowalevsky (86) Grund legend; sie zeigen uns, dass bei vielen Arten eine typische Gastrula durch Invagination entsteht, und dass sich dieselbe in ganz ähnlicher Weise wie bei Sagitta weiter entwickelt. Der Entoblast lässt nämlich in den Urdarm zwei Falten hineinwachsen, welche denselben in einen mittleren und zwei seitliche Räume zerlegen (Taf. II, Fig. 15). Die den Mittelraum oder den secundären Darm auskleidenden Zellen bilden das Darmdrüsenblatt, die seitlichen Säcke dagegen stellen

den Mesoblast dar, dessen innere an den Darm angrenzende Schicht zum Darmfaserblatt *Me*¹ und dessen äussere den Ektoblast berührende Schicht zum Hautfaserblatt *Me*² wird. Der Hohlraum zwischen beiden liefert die paarige Leibeshöhle. Später streckt sich die Larve und sondert sich in drei Segmente, von welchen das hinterste keinen Theil des Darmdrüsenblattes erhält und zum Stiel wird.

Allein nicht nur die Entwicklungsgeschichte, auch das Studium der Anatomie des ausgebildeten Thieres zwingt uns die Brachiopoden in die zweite Abtheilung der Bilaterien einzureihen. So zeigt uns die Leibeshöhle auch auf späteren Stadien die besonderen Merkmale des Enterocoels; sie bleibt sehr geräumig und wird, wie Morse (89) an lebenden Thieren von Terebratulina und Rhynchonella beobachtet hat, mit einem lebhaft flimmernden Epithel ausgekleidet. In der Leibeshöhle ist das von einem Darmfaserblatt umschlossene Nahrungsrohr, welches in Oesophagus, Magen und Enddarm abgetheilt ist, durch ein dorsales und ein ventrales Mesenterium an dem Hautmuskelschlauch befestigt. Ausserdem spannen sich nach diesem noch in querrer Richtung zwei hinter einander gelegene zarte membranöse Ligamente aus, von denen das eine vom Magen, das andere vom Enddarm ausgeht. Sie sind von Huxley (85^a) als gastro-parietales und ileo-parietales Band benannt und von Gegenbaur (159) und Morse mit Recht den Dissepimenten der Würmer verglichen worden. Durch sie prägt sich die bei den Larven schon äusserlich bemerkbare Eintheilung in drei Segmente (Kopf, Rumpf und Schwanzsegment) auch innerlich aus.

Endlich macht sich die Zugehörigkeit der Brachiopoden zu unserer zweiten Abtheilung noch in dem Bau der Geschlechts- und Excretionsorgane geltend. Hoden und Ovarien sind entweder vielfach gefaltete oder traubenförmige Gebilde, welche von der Körper-Wandung aus in das Enterocoel oder in Aussackungen desselben hineinragen. Eier und Spermatozoen werden bei der Reife in die Leibeshöhle entleert, welche dadurch zu einem Genitalbehälter wird, ganz so wie bei den Chaetognathen das Schwanzsegment zur Aufbewahrung der Spermatozoen dient. Man darf daher wohl auch für die Brachiopoden vermuthen, dass die Geschlechtsproducte, was entwicklungsgeschichtlich bis jetzt noch nicht nachgewiesen worden ist, aus dem Epithel der Leibeshöhle ihren Ursprung herleiten.

Aus dem Enterocoel werden dann die Geschlechtsproducte durch

die Excretionsorgane nach Aussen geführt. Es sind dies flimmernde Röhren, die bei den meisten Arten in einem Paar, bei einzelnen in 2 Paaren angelegt sind. Sie treten mit ihrem inneren Ende durch das Ileoparietalband hindurch, wie die Schleifenkanäle der Würmer durch ein Dissepiment, und münden in das Coelom mit einem weiten in Falten gelegten Flimmertrichter. Ursprünglich für Herzen gehalten wurden sie später von Huxley (85^a) für Excretionskanäle erklärt; dann hat Lacaze Duthiers (88) vermuthungsweise ausgesprochen und Morse mit Sicherheit nachgewiesen, dass sie auch als Oviducte dienen.

Ueber den histologischen Bau der Muskeln müssen wir stillschweigend hinweggehen, da zur Zeit genauere Untersuchungen hierüber noch fehlen.

Fassen wir Alles zusammen, so haben wir in den Brachiopoden recht typische Enterocoelien vor uns; auch lässt sich nicht verkennen, wie die bei ihnen und den Chaetognathen gleichartige Entwicklung der Leibeshöhle die ganze Anlage der übrigen Organe in ähnlicher Weise beeinflusst; hier wie dort beobachten wir einen Darm mit Darmfaserblatt, mit dorsalen und ventralen Mesenterien und mit Dissepimenten, Geschlechtsorgane, welche sich in den Wandungen des geräumigen und mit Flimmerepithel bedeckten Enterocoels gebildet haben und ihre reifen Producte in dasselbe entleeren; kanalartige Durchbrechungen der Leibeshöhle, welche Eier und Sperma nach Aussen leiten und bei den Brachiopoden zugleich auch noch eine excretorische Function zu besitzen scheinen. Durch so weit gehende Uebereinstimmungen könnte man selbst versucht sein, eine Verwandtschaft zwischen den zwei äusserlich so grundverschiedenen Abtheilungen anzunehmen, wie dies schon von Seiten Bütschli's (92) geschehen ist. Zu Gunsten dieser Ansicht könnte auch noch das wichtige Moment geltend gemacht werden, dass sowohl bei den Chaetognathen als auch den Brachiopoden der Körper in drei Segmente abgetheilt ist.

Wie steht es dagegen mit der früher angenommenen Verwandtschaft der Brachiopoden mit den Mollusken? Bei Beurtheilung derselben sehen wir gleichsam die Kehrseite der Beziehungen zu den Chaetognathen; bei einer gewissen äusseren Aehnlichkeit stossen wir auf eine vollkommene Unähnlichkeit der inneren Theile. Dem Schizocoel der

Mollusken fehlt ein flimmerndes Epithel, es fehlen ihrem Darmkanal die Mesenterien und die Dissepimente, ihre Geschlechtsproducte entwickeln sich nicht aus dem Epithel der Leibeshöhle und werden nicht in dieselbe entleert, sondern stellen folliculäre Drüsen dar, welche direct in eigene oft complicirt gebaute Ausführwege übergehen. Die in den Pericardialraum einmündenden Nieren dienen ausschliesslich der Excretion und werden nicht zur Ausfuhr der Geschlechtsstoffe benutzt, höchstens dass sich die Oviducte oder Vasa deferentia hie und da mit ihnen nahe an der äusseren Mündung vereinigen. Alle diese Verschiedenheiten sind schon durch den allerersten Verlauf der Entwicklung bedingt und darauf zurückzuführen, dass die Mollusken aus zwei Keimblättern und einem Mesenchym zwischen denselben, die Brachiopoden aber aus vier Keimblättern entstehen. In wie hohem Maasse die Aehnlichkeit zwischen beiden Abtheilungen eine rein äusserliche ist, das lässt sich selbst aus der Lage und feineren Structur der Schalen darthun. Denn während die Mollusken eine linke und eine rechte Schale haben, besitzen die Brachiopoden eine dorsale und eine ventrale. Auch ist die histologische Structur der beiderlei Schalen eine ganz verschiedene.

Nach diesen Auseinandersetzungen versteht es sich ganz von selbst, dass die Brachiopoden von den Mollusken abgetrennt werden müssen, und dass beide vollkommen verschiedene Entwicklungstypen repräsentiren. Es ist das Verdienst von Steenstrup (90) dies zuerst und zwar schon im Jahre 1847 erkannt und eine Verbindung der Brachiopoden mit den Anneliden gesucht zu haben. Unabhängig von ihm hat neuerdings Morse denselben Weg eingeschlagen und hat, man kann sagen, die Frage zur Entscheidung gebracht, indem er mit vielem Geschick und bis in's Einzelne die Anatomie der Brachiopoden mit derjenigen der Mollusken und Würmer verglichen und hierbei überall Verschiedenheit von den Mollusken und Uebereinstimmung mit den Anneliden nachgewiesen hat. Auch Gegenbaur nimmt den Standpunct von Steenstrup und Morse ein und bemerkt in der 2ten Auflage seines Grundrisses (159), dass die Brachiopoden mit den Mollusken wenig mehr als den Besitz einer vom Molluskengehäuse noch dazu ganz differenten Schale gemein haben und eine kleine und eng abgegrenzte Abtheilung bilden, die ihren Ursprung zum Stamme der Würmer, speciell der Chaetopoden, zurück verfolgen lässt.

2. Die Enteropneusten.

Eine zweite Thierabtheilung, von welcher mit aller Sicherheit nachgewiesen worden ist, dass Ausstülpungen des Darmkanals die Grundlage für das Mesoderm abgeben, sind die Enteropneusten, deren Entwicklungsgeschichte Metschnikoff (98), Agassiz (96) und Spengel (99) untersucht haben.

Verhältnisse liegen hier vor, die eine frappante Ähnlichkeit mit der Entwicklung der Echinodermen darbieten. Es entsteht eine Larve, die Tornaria, welche einer Asteridenlarve auffallend gleicht und daher auch von Joh. Müller, ihrem Entdecker, für eine solche ausgegeben wurde (Taf. I Fig. 5). Ektoblast und Entoblast sind von einander getrennt durch ein reichliches Mesenchym mit sternförmigen Zellen, von welchen einzelne sich zu contractilen Faserzellen differenzieren, die während des Larvenlebens Veränderungen der Oberfläche bewirken können. Wie bei den Echinodermen stülpen sich dann aus dem Enddarm ein linkes und ein rechtes Bläschen (*c*) aus „die lateralen Scheiben“, welche dem Darmkanal dicht anliegen und einen kleinen Hohlraum enthalten. Von den Bläschen schnüren sich noch, wie Metschnikoff vermuthet, nach vorn zwei Zellenmassen ab, welche plattgedrückt sich den beiden Seiten des Magens dicht anschmiegen, solid sind und als laterale Platten (*h*) bezeichnet werden. Später umwachsen die beiden Paare von lateralen Zellenmassen den Darmkanal, wobei sich ihre innere Schicht in das Darmfaserblatt und die äussere in das Hautfaserblatt, welches die Muskeln liefert, umwandelt. Aus dem vorderen Paar geht die Leibeshöhle des Kragens und aus dem hinteren Paar die Leibeshöhle des Rumpfes hervor.

Wenn wir jetzt noch einen Blick auf die Anatomie des ausgebildeten Thieres werfen, über welche uns Kowalevsky (97) berichtet, so treten hier die Beziehungen zu den Enterocoeliern weniger deutlich hervor, was zum Theil vielleicht daran liegt, dass unsere Kenntniss vom Bau noch nicht erschöpfend genug ist. Doch mag wenigstens der Punkt hervorgehoben werden, dass beim *Balanoglossus* der Darmkanal am Hautmuskelschlauch durch ein dorsales und ein ventrales „mesenterialartiges Suspensorium ganz in derselben Weise wie wir es bei den meisten Anneliden antreffen“, befestigt ist. Durch dieselben wird auch die Längsmuskulatur in der Mittellinie abgetheilt. Ausserdem spannen sich noch bindege-

webige Züge zwischen Darm- und Körperwand aus, wodurch jedenfalls das ursprüngliche Verhältniss wieder eine Abänderung erfahren hat.

3. Die Anneliden.

Während es bei den Chaetognathen und Brachiopoden, den Echinodermen und Enteropneusten durch den Verlauf ihrer Entwicklung über allen Zweifel sicher gestellt ist, dass wir es mit Enterocoeliern zu thun haben, bereitet uns bei den Anneliden die Entscheidung der Frage, ob sie gleichfalls zu dem zweiten Typus der Bilaterien zu rechnen sind, viel grössere Schwierigkeiten. Denn soweit bis jetzt ihre Entwicklung bekannt geworden ist, haben sich in keinem Falle hohle Ausstülpungen des Urdarms nachweisen lassen. Damit ist nun aber keineswegs die Frage in negativem Sinne entschieden, da wir ja wissen, wie häufig im Verlauf der Entwicklung Organe, die ihrer Bestimmung und ihrer ursprünglichen Genese nach hohl sein sollten, als solide Zellmassen angelegt werden. Im Folgenden wird es also unsere Aufgabe sein zu entscheiden, ob etwa bei den Anneliden derartig abgeänderte Verhältnisse vorliegen könnten. Zu dem Zwecke haben wir erstens die Entwicklungsgeschichte darauf zu untersuchen, ob überhaupt den Urdarmdivertikeln der Enterocoelien vergleichbare Bildungen angelegt werden, und zweitens haben wir die Anatomie und Histologie des ausgebildeten Thieres zu berücksichtigen und zu prüfen, in wie weit hier ähnliche Verhältnisse wiederkehren, wie sie für Chaetognathen, Echinodermen etc. als typisch hingestellt werden konnten.

Die Entwicklung der Anneliden ist bei einigen Arten mehr eine indirecte, bei anderen wiederum mehr eine directe. Die erstere findet sich namentlich bei Meeresanneliden, deren Larven längere Zeit ein pelagisches Leben führen, während die zweite gewöhnlich an solchen Eiern eintritt, welche in derbe Cocons eingeschlossen sind.

Bei der indirecten Entwicklung, mit welcher wir beginnen wollen, sind zwei verschiedene Processe der Mesodermbildung zu unterscheiden. (Taf. I Fig. 6.) Nach Ablauf des Gastrulastadiums kommt es zur üppigen Ausbildung eines Mesenchyms zwischen den beiden primären Keimblättern, welche in Folge dessen durch einen weiten, theils mit Gallerte theils mit Flüssigkeit erfüllten Zwischenraum von einander ge-

trennt werden. In der Gallerte liegen sternförmige Zellen (*a*) und aus diesen haben sich hie und da auch einzelne Muskelfasern (*mm*) entwickelt, welche wieder ihrem Ursprung gemäss uns das genugsam bekannte Bild zeigen. Sie sind in ihrer Mitte gewöhnlich mit einem einzigen Kern versehen und zerfallen an ihren beiden Enden pinselförmig in viele Fäden, welche hie und da sich an die Körperwandung anheften und bei der Contraction Einziehungen derselben bewirken müssen. In der Mitte des Mesenchyms liegt der Darm, dem ein Darmfaserblatt und Mesenterien fehlen, dessen Mitte zum Magen erweitert ist, und welcher durch zwei Oeffnungen, einen Mund und einen After, nach Aussen communicirt.

Derartige Annelidenlarven gewinnen eine auffallende Aehnlichkeit mit den Larven der Mollusken, was schon von vielen Forschern hervorgehoben worden und vorzugsweise durch die reichliche und gleichartige Entwicklung eines Mesenchyms bedingt ist. Während nun aber das letztere bei den Mollusken einzig und allein die mittlere Körperschicht liefert, greift bei den Anneliden in die Entwicklung ihres Mesoderms noch ein zweiter Process ein, welcher sich der Mesoblastbildung der Enterocoelien vergleichen lässt und welcher ihrem Körper die charakteristischen Eigenschaften verleiht, durch welche er sich morphologisch über den Molluskentypus erhebt. Es entstehen nämlich bei den Larven im Mesenchym die zwei sogenannten Mesoblaststreifen (Taf. I Fig. 6 *Me*), welche zu beiden Seiten des Enddarms symmetrisch zur Mittellinie zu liegen kommen und in der Nähe des Afters an den Entoblast unmittelbar angrenzen. Dieselben sind, wenn wir die Aftergegend ausnehmen, von den beiden primären Keimblättern, zwischen welche sie sich hineinschieben, überall scharf getrennt, so dass eine Entstehung durch Abspaltung vom Ekto- oder Entoblast ausgeschlossen werden muss. (Taf. II Fig. 14 *Me*¹ u. *Me*²). Sie setzen sich aus embryonalen Zellen zusammen, welche dicht aneinander schliessen, mehr und mehr eine epitheliale Anordnung annehmen und nicht, wie es bei der Anlage des Mesenchyms der Mollusken geschieht, sich von einander ablösen und in der Gallerte zerstreuen. In der Richtung ihrer Länge sind die beiden Mesoblaststreifen sehr ungleichmässig entwickelt; während sie nach dem Kopfende der Larve zu schon sehr weit differenzirt sein können, behalten sie nach dem Schwanzende zu immer mehr einen embryonalen Charakter bei und enden schliess-

lich mit einer indifferenten Wucherungszone, durch welche lange Zeit das Längenwachsthum vermittelt wird.

Bei den meisten Anneliden (Taf. II Fig. 17 u. 18) ist die Wucherungszone sehr schmal und beginnt nach Hatschek (102 u. 103) jederzeit mit einer einzigen grossen Zelle, der sogenannten „Urzelle des Mesoderms“, welche dem Entoderm am After dicht anliegt. Auf sie folgen kleinere Zellen, welche erst in einer, dann in mehreren Reihen angeordnet sind. Mit der weiter fortschreitenden Differenzirung werden die beiden Mesoblaststreifen nach vorn immer breiter, und ihre Zellen sind deutlich in zwei Blättern gesondert, die dorsal und ventral in einander umbiegen. Bald tritt dann zwischen den beiden Blättern ein Spaltraum auf, so dass ein jeder Mesoblaststreifen zu einem rings geschlossenen, von einem einschichtigen Epithel ausgekleideten Sacke (Taf. II Fig. 14) wird. Die Mesoblastsäcke der beiden Seiten vergrössern sich nun und umwachsen vollständig den Darmkanal, wobei sich das viscerele Blatt dem Entoblast, das parietale dem Ektoblast fester anlegt (Taf. II Fig. 16). Wenn zuletzt in der dorsalen und ventralen Mittellinie die Wandungen der beiden Säcke aufeinandertreffen, verschmelzen sie untereinander und bilden zwei Mesenterien (*ld* u. *lw*), durch welche der Darmkanal an dem Hautmuskelschlauch befestigt und das Coelom (*c*) in eine linke und rechte Abtheilung zerlegt wird. Ferner ist noch zu bemerken, dass bei den Anneliden die beiden Mesoblastsäcke sich nicht als einheitliche Räume erhalten, sondern schon frühzeitig von vorn nach hinten segmentirt werden. Durch wiederholte Einschnürung zerfällt jeder Mesoblastsack (Taf. II Fig. 18) in zahlreiche kleine Säckchen, die links und rechts vom Darmkanal gelegen einander von vorn nach hinten folgen. Die auf einander stossenden Wandungen zweier Säckchen bilden die Dissepimente, welche zwischen Darm und Hautmuskelschlauch ausgespannt für ersteren ein neues Befestigungsmittel abgeben.

Von der indirecten Entwicklung der Anneliden weicht die directe Entwicklung, welche unter Anderen bei unseren Lumbriciden und Hirudineen beobachtet wird, nur darin ab, dass die Ausbildung eines Mesenchyms mehr oder minder unterbleibt und häufig nur die beiden Mesoblaststreifen allein sich zwischen die beiden primären Keimblätter hineinschieben.

Wenn wir die hier kurz skizzirte Ontogenie der Anneliden überblicken, dann wird man uns gewiss darin gern beistimmen, dass die Entwicklung der paarigen Mesoblaststreifen

von der Entwicklung des Mesenchyms als ein besonderer Vorgang, welcher bei den Mollusken gänzlich vermisst wird, scharf unterschieden werden muss. Dagegen kann discutirt werden, ob die beiden Mesoblaststreifen der Anneliden den paarigen Ausstülpungen des Urdarms zu vergleichen sind, wie sie bei den Chaetognathen, Brachiopoden und namentlich bei Echinodermen nachgewiesen worden sind. Wir huldigen einer derartigen Auffassung, zu deren Gunsten viele und gewichtige Punkte geltend gemacht werden können. Erstens erscheint in den beiden Mesoblaststreifen das Coelom nicht durch Zusammenfluss zahlreicher Lücken, wie bei den Mollusken, sondern gleich als ein einheitlicher Raum. Zweitens sind die durch Spaltbildung aus soliden Zellenstreifen entstandenen Säcke mit ihren epithelialen Wandungen in Nichts von den durch Ausstülpung aus dem Urdarm entstandenen Säcken zu unterscheiden. Drittens hängen die Säcke mit dem Hinterdarm durch die Knospungszone zusammen, während sie sonst überall von den beiden primären Keimblättern getrennt sind. Sie lassen sich somit den Divertikeln, welche vom Enddarm der Larven der Enteropneusten ausgehen, vergleichen. Dadurch wird uns die Annahme nahe gelegt, dass sie auch wie diese durch Ausstülpung aus dem Enddarm entstanden und nur durch den Mangel eines Lumens anfänglich von ihnen unterschieden sind.

Noch mehr aber als Alles dies spricht zu Gunsten unserer Ansicht die Thatsache, dass bei den ausgebildeten Anneliden eine Anzahl von Organen in einer Weise angelegt sind, welche wir beim Studium der Chaetognathen und Brachiopoden als typisch für die Abtheilung der Enterocoelien glauben nachgewiesen zu haben. Wir wenden uns daher jetzt zu dem zweiten Gegenstand, welchen wir besprechen wollten, zu der Anatomie und Histologie des fertigen Thieres, wobei wir hauptsächlich auf folgende Verhältnisse zu achten haben: 1) auf die Beschaffenheit des Coeloms, 2) auf die Befestigungsweise des Darmkanales, 3) auf die Structur und Anordnung der Muskulatur, 4) auf die Beziehungen der Geschlechtsorgane zum Coelom und 5) auf das Excretionssystem.

1) Das Coelom stellt bei den meisten Anneliden mit Ausnahme der Hirudineen, wo es stark rückgebildet ist, einen ansehnlichen Hohlraum zwischen Darm und Hautmuskelschlauch dar. Durch Dissepimente, welche sich wohl durch Faltenbildung der Leibeswand und Verwachsung mit dem Darmkanal entwickelt haben, ist es wie bei den Brachiopoden und Chaetognathen in eine

Anzahl hinter einander gelegener Kammern abgetheilt. Es wird bei vielen Arten von cubischen oder cylindrischen Flimmerzellen ausgekleidet. Mit dem Gefässsystem steht es für gewöhnlich — und dies ist zugleich das ursprüngliche Verhalten — in keinem Zusammenhang. Eine Ausnahme bilden die Hirudineen und vielleicht auch die Gephyreen, bei welchen sich secundär Communicationen entwickelt haben.

2) Bei den ursprünglichen und niederen Formen der Anneliden, bei *Polygordius*, *Protodrilus Leuckartii*, *Saccocirrus*, bei *Tomopteris* und bei einigen Gephyreen wird der Darmkanal durch ein dorsales und ventrales Mesenterium an den Hautmuskelschlauch befestigt und das Coelom dadurch in eine linke und rechte Hälfte zerlegt (Taf. I Fig. 2). In den Fällen, wo die Mesenterien fehlen (*Lumbriciden*, viele Gephyreen), sind sie im Larvenstadium vorhanden und haben sich erst später rückgebildet, indem sie in ihrer Function durch die Dissepimente ersetzt worden sind.

3) Die Körpermuskulatur stammt vom parietalen Blatte des Mesoblasts ab; sie entwickelt sich, wie in einzelnen Fällen nachgewiesen ist, aus dem Epithel der Leibeshöhle. Bei *Polygordius* zum Beispiel werden nach den Angaben von Hatschek (102) die Mesoblastzellen cylindrisch und scheiden an der Basis, welche dem Ektoblast zugekehrt ist, Muskelfibrillen aus, welche sich als continuirliche Gebilde durch eine grosse Anzahl von Segmenten hindurch verfolgen lassen. „Der Quere nach gehören immer mehrere Muskelfasern dem Bereich einer Zelle an, während der Länge nach sich viele Zellen an dem Aufbau einer Faser betheiligen“. Die Schicht der Muskelfibrillen trägt daher ihre Matrixzellen auf ihrer inneren Seite, während sie nach Aussen an den Ektoblast angrenzt, der sich an ihrer Bildung nicht betheiligt hat. Der gleiche Entwicklungsgang bedingt ferner auch bei vielen ausgebildeten Anneliden eine Beschaffenheit der histologischen Bestandtheile der Muskulatur, welche an diejenige der Chaetognathen erinnert. Zum Vergleich führen wir die Muskulatur von *Protodrilus* und von *Lumbricus* an (Taf. I Fig. 2 und Taf. III Fig. 7).

Wie uns Hatschek mittheilt, besteht die Muskulatur von *Protodrilus* aus zahlreichen bandartig abgeplatteten Fibrillen, welche dicht aneinandergereiht mit ihren Kanten senkrecht der Haut von Innen aufsitzen. Nach der Leibeshöhle zu werden sie einzig und allein von einer dünnen Protoplasmaschicht bedeckt, welche stark abgeplattete Kerne einschliesst; Hatschek deutet letztere als Endothelkerne und unterscheidet ausser ihnen noch andere spärli-

cher auftretende Kerne, welche der inneren Kante der Bänder anliegen, als Myoblasten (Taf. I Fig. 2).

Einen complicirteren Bau zeigt die Längsmuskulatur von *Lumbricus*, von welcher Claparède (100), wie wir durch eigene Untersuchung bestätigen können, eine vortreffliche Beschreibung geliefert hat (Taf. III Fig. 7). Wir werden zweckmässiger Weise bei der Muskulatur des *Lumbricus* Hauptblätter unterscheiden, welche senkrecht auf der Innenfläche der äusseren Ringmuskelschicht stehen. Jedes Hauptblatt setzt sich zusammen 1) aus einer ihm zur Stütze dienenden, dünnen, bindegewebigen Centrallamelle (*s*), in welcher hie und da einzelne wenige Kerne zu sehen sind, und 2) aus zahlreichen secundären Muskelblättern (*f*), welche wir den Muskelblättern der Chaetognathen und Archianneliden vergleichen möchten. Dieselben sitzen unter schrägem Winkel beiden Seiten der Centrallamelle, wie die Fiedern dem Schaft einer Feder auf. An isolirten Theilen deutet eine sehr feine Längsstreifung, deren schon Schwalbe (172) gedenkt, auf eine fibrilläre Zusammensetzung hin. Hie und da zwischen den secundären Blättern, namentlich aber in den sehr schmalen Interstitien, die bei der engen Aneinanderlagerung der Hauptblätter übrig bleiben, bemerkt man einzelne Kerne, welche man ihrer ganzen Lage nach als Myoblasten (*mk*) wird auffassen müssen. Sehr beachtenswerth ist das Verhalten der Blutgefässe, auf welches Claparède aufmerksam gemacht hat. Dieselben nehmen nämlich einzig und allein in der bindegewebigen Centrallamelle ihren Verlauf, dringen aber niemals in die Interstitien zwischen den secundären und primären Blättern ein, in welchen die Myoblasten eingebettet sind. Dies besondere Verhalten der Blutgefässe scheint auch auf einen epithelialen Ursprung der Längsmuskulatur hinzudeuten, was durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung noch festzustellen sein wird.

Auch die Anordnung und Vertheilung der Muskelelemente ist wohl zu beachten. Während die aus dem Mesenchym abstammenden Muskelfasern der Pseudocoelien sich wirr durchkreuzen und durchflechten, herrscht bei den Anneliden, wie bei den bisher betrachteten Enterocoeliern, die grösste Regelmässigkeit. Die Muskelfasern sind parallel zu einander in Lagen angeordnet, deren Zahl und Mächtigkeit bei den einzelnen Arten wechselt. Bei den niedersten Anneliden ist vornehmlich nur eine Längsfaserschicht (Taf. I Fig. 2) vorhanden, welche so vollständig an diejenige der Chaetognathen erinnert, dass man die Querschnitte durch die Körper

der einen und der andern mit einander verwechseln könnte. Man betrachte nur den Querschnitt eines Polygordius, eines Protodrilus, eines Saccocirrus auf der einen Seite und einer Spadella auf der andern Seite. Hier wie dort sieht man 4 Felder von Längsmuskelfasern, 2 dorsale und 2 ventrale, welche oben und unten durch die Mesenterien des Darmkanals, links und rechts durch die Seitenlinien von einander geschieden sind. Dazu gesellt sich noch eine die ventralen Felder bedeckende Lage von Quermuskelfasern, welche von uns auch bei Spadella aufgefunden wurden, während sie bei anderen Chaetognathen fehlen (Taf. I Fig. 2 und 3).

4) Das Urogenitalsystem zeigt bei den Anneliden die für die Enterocoelien hervorgehobenen Beziehungen zur Leibeshöhle. Wie bei den Chaetognathen (Taf. I Fig. 3) entwickeln sich die männlichen und die weiblichen Geschlechtsproducte (*e*) aus dem Epithel, welches die parietale Wand der Leibeshöhle bedeckt; bei niederen Formen (Polygordius, Tomopteris, Alciope, Gephyreen etc.) behalten sie sogar ihre ursprüngliche Lage an ihrer Bildungsstätte (Taf. I Fig. 2) bei und fallen bei der Reife direct in den Binnenraum eines Segmentes, welches somit gleich dem Schwanzsegment der Chaetognathen und der Leibeshöhle der Brachiopoden zu einem Behälter für die Geschlechtsproducte wird. Indem sich männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen gleich verhalten, bieten uns die namhaft gemachten Arten der Anneliden sogar noch ursprünglichere Zustände dar, als die Chaetognathen, bei welchen ja der genetische Zusammenhang mit dem Coelomepithel nur für die Spermatozoen auch beim erwachsenen Thiere erkennbar ist, während die Ovarien sich frühzeitig zu röhrenförmigen, gegen die Leibeshöhle abgeschlossenen Organen mit besonderen Ausführungsgängen gestalten. Eine ähnliche weitere Differenzirung findet auch bei manchen Anneliden, wie den Oligochaeten, Hirudineen etc. statt, bei welchen sowohl die Ovarien als auch die Hoden zu bläschen- oder röhrenförmigen Gebilden geworden sind und vom Coelom sich vollständig losgelöst haben. Doch das sind Metamorphosen, die aus den niederen Zuständen der anderen Gliederwürmer zweifellos erst hervorgegangen sind und daher den Werth, welchen wir den primitiveren Einrichtungen bei der Erklärung des vorliegenden Problems glauben beimessen zu müssen, auch nicht im Entferntesten herabzusetzen vermögen.

5) Die Excretionsorgane endlich stellen röhrenförmige Durchbrechungen der Leibeswand dar, welche den Binnenraum des Coeloms mit dem umgebenden Medium in Verbindung setzen und

gleichzeitig auch zur Entleerung der Geschlechtsproducte dienen. Das Alles erinnert an die bei den Brachiopoden beschriebenen Zustände und an die Art und Weise, wie bei den Chaetognathen das Sperma aus dem Schwanzsegment durch das Vas deferens entleert wird, welches sich morphologisch einem Segmentalorgan recht gut vergleichen lässt, wenn es auch eine secretorische Function als Niere nicht ausübt. Die Beziehung der Segmentalorgane zur Leibeshöhle und durch deren Vermittelung zu den Geschlechtsorganen, mit einem Wort, die Existenz eines Urogenitalsystems, wird nur bei den Enterocoeliern, dagegen weder bei den Rotatorien noch den Bryozoen, weder bei den Plathelminthen noch den Mollusken, den Vertretern des ersten Typus, jemals beobachtet. Bei diesen führen stets die Drüsen, welche die Geschlechtsstoffe produciren, direct in eigene, oft sehr complicirt beschaffene Ausführwege. Die Excretionskanäle stehen ausser jedem Zusammenhang mit den Geschlechtsorganen, welche weder vom Epithel des Schizocoels abstammen noch auch Eier und Samen bei der Reife in dasselbe entleeren.

Wenn wir jetzt noch einmal die hervorgehobenen entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Befunde der Anneliden überblicken und kurz zusammenstellen, das Vorhandensein zweier Mesenterien am Darmkanal, das Flimmerepithel der Leibeshöhle, die Genese der Rumpfmuskulatur aus dem Epithel der Leibeshöhle, ihren feineren Bau und ihre Anordnung, dann die Genese der Geschlechtsproducte aus dem Coelomepithel, ihre Entleerung in die Leibeshöhle und aus dieser in die Excretionsorgane, wenn wir dies Alles überblicken und mit den gleichen Einrichtungen der Chaetognathen und Brachiopoden vergleichen, so gewinnt unsere Hypothese, dass die Leibeshöhle der Anneliden ein Enterocoel ist, und dass die beiden Mesoblaststreifen der Larven Urdarmdivertikeln entsprechen, einen sicheren Grund und Boden. Damit ist aber auch zugleich das wichtigste Hinderniss hinweggeräumt, welches bisher der von Steenstrup, Morse und Gegenbaur angenommenen Verwandtschaft der Brachiopoden und Anneliden entgegengestanden hat. Beide gehören zu dem Haupttypus der Enterocoelien.

4. Die Nematoden. *

Schwieriger als bei den Anneliden ist bei den Nematoden die Frage zu entscheiden, ob sie zu unserem zweiten Typus hinzuge-

rechnet werden dürfen. Einerseits ist ihre Entwicklung auf die für uns wichtigen Punkte noch nicht genügend untersucht, andererseits gibt uns auch der Bau und die Beziehung der Organe zu einander weniger Anhaltspunkte als bei den Anneliden.

Noch am besten sind die ersten Entwicklungsvorgänge vom *Cucullanus elegans* bekannt, über welchen eine Arbeit von Bütschli (76) erschienen ist. Wie auch bei anderen Nematoden, entsteht durch Invagination eine Gastrula, welche erst flach ist, dann sich mehr in die Länge streckt und einen engen Urmund erhält. Von dem Rand des letzteren nimmt der Mesoblast seinen Ursprung als eine dünne Zellenlage, die vom Entoblast abstammt, sich zwischen die primären einschichtigen Keimblätter hineinschiebt und sich allmählich nach dem entgegengesetzten Ende zu ausdehnt. Das Weitere ist nicht bekannt.

Es fragt sich nun, ob die Zellschicht doppelt und durch Ausstülpung vom Urdarm gebildet worden ist. Bütschli hatte, wie er selbst bemerkt, längere Zeit geglaubt, dass dies der Fall sei, dass der Mesoblast „durch einen im vorderen Abschnitt des inneren Blattes statthabenden Faltungsprocess sich anlege“, hatte aber diese Vermuthung bei näherer Einsicht fallen lassen. Wir möchten jetzt auf dieselbe doch wieder zurückkommen. Wer die Embryonen der Nematoden aus eigener Anschauung kennt, weiss, wie klein dieselben und ihre Elementartheile sind, und wie schwierig es sein kann, auf dem optischen Durchschnitt zu bestimmen, ob eine Zellenlage einfach oder doppelt ist. Auf jeden Fall weicht die Entwicklung der Nematoden von derjenigen der Mollusken darin ab, dass der Mesoblast eine zusammenhängende vom Urmund aus beginnende Zellschicht darstellt und dass die Zellen sich nicht zerstreuen und ein Mesenchym bilden.

Im Uebrigen ist bei den Nematoden, wie bei den Anneliden, die Anatomie und Histologie für unser Urtheil mehr bestimmend gewesen als die lückenhafte Kenntniss ihrer Entwicklungsgeschichte. Das Coelom stellt einen schmalen spaltförmigen Hohlraum dar, welcher die Körperwand, den Darm und die Geschlechtsorgane derart trennt, dass sie sich beim Zerschneiden des Thieres auf das Leichteste von einander loslösen. Nach Aussen wird das Coelom unmittelbar vom Muskelschlauch begrenzt, welcher analoge Verhältnisse wie bei den Chaetognathen und niederen Anneliden aufweist. Er setzt sich nämlich aus einzelnen grossen, langgestreckten Muskelzellen zusammen, welche in einer einfachen Schicht

unter einander zu einer Art Epithel verbunden sind (Taf. III Fig. 18).

Jede Muskelzelle besteht aus einem protoplasmatischen Theil, welcher dem Coelom zugekehrt ist und oft höckerartig in dasselbe hineinspringt, und aus contractiler Substanz, welche nach der Hypodermis zu ausgeschieden worden ist und sich in zahlreiche glatte Fibrillen zerlegen lässt. Diese verlaufen immer in longitudinaler Richtung parallel zu einander, liegen in einer einfachen Schicht und sind von der contractilen Substanz benachbarter Zellen scharf abgegrenzt, wodurch eine vollständige Isolirung der Muskelemente möglich ist. In der Anordnung der Fibrillen herrscht eine grosse Mannigfaltigkeit bei den verschiedenen Arten. Das einfachste und ursprüngliche Verhalten ist, dass die Fibrillen des gesammten Muskelepthels unter der Hypodermis in einer Fläche ausgebreitet sind und so einen Cylindermantel erzeugen. Eine Abänderung tritt ein, sowie die contractile Substanz an Masse zunimmt. Alsdann faltet sich die zu je einer Zelle gehörige Fibrillennlage zu einer Rinne ein, deren nach dem Coelom zu geöffnete Höhlung von dem formativen Protoplasma ausgefüllt wird (Taf. III Fig. 18). In Folge dessen erscheint die ursprünglich glatt ausgebreitete Fibrillenschicht des ganzen Muskelepthels den einzelnen Myoblasten entsprechend vielfach gefaltet. Je nach den Arten können die Falten bald niedriger, bald höher sein. Wenn der Vermehrungsprocess der contractilen Substanz noch weiter fortschreitet, so schliessen sich die Rinnen zu von links nach rechts platt gedrückten Röhren, deren Mantel von parallelen longitudinalen Fibrillen gebildet wird. Ihr Inneres enthält den protoplasmatischen Theil, welcher gewöhnlich durch eine Oeffnung in der Mitte der Röhre noch in die Leibeshöhle heraustritt und als beutelförmiger Anhang beschrieben wird. Gewöhnlich besitzt die einzelne Muskelzelle einen einzigen grossen ovalen Kern und nur in seltenen Fällen zahlreiche kleinere Kerne.

Im Allgemeinen beobachten wir also bei den Nematoden ähnliche Umbildungsprocesse der Muskulatur, wie bei den Coelenteraten, Chaetognathen und Anneliden. Die Aehnlichkeit von Durchschnitten ist zuweilen eine ganz frappante, wie z. B. aus der Abbildung hervorgeht, welche Bütschli (75) von *Pseudalius inflexus* gibt (Taf. III Fig. 11). Wir beobachten ferner dieselben Lagerungsverhältnisse der Theile zu einander wie bei den Würmern mit Enterocoel, indem der Hautmuskelschlauch nur aus 2 Epithelschichten besteht, aus einer äusseren unscheinbaren Hypodermis, welche als Schutzorgan

die Cuticula nach Aussen gebildet hat, und aus einem inneren, das Coelom auskleidenden Muskelepithel, von welchem nach der Hypodermis zu die Fibrillen ausgeschieden worden sind. Endlich ist die Längsmuskulatur gewöhnlich auch in 4 Felder, 2 dorsale und 2 ventrale abgetheilt.

Hinsichtlich einiger anderer Organe müssen wir es zur Zeit dahingestellt sein lassen, ob sie nach dem Typus der Enterocoelien gebaut sind, ob zum Beispiel der Darm von einem Faserblatt, das ja nur in der Form endothelialer Zellen vorhanden sein könnte, umhüllt wird, ob ferner die Geschlechtsorgane vom Epithel des Coeloms abstammen. Da wir über diese wichtigen Punkte noch nicht aufgeklärt sind, so geschieht es von uns nur mit Vorbehalt, wenn wir, bestimmt namentlich durch die Beschaffenheit der Muskulatur, in dem vorliegenden Aufsatz den Nematoden einen Platz in unserem zweiten Typus anweisen.

5. Die Wirbelthiere.

Vor wenigen Jahren hat uns Kowalevsky (146) mit einem überaus wichtigen Vorgang in der Entwicklung des Amphioxus bekannt gemacht; indem er Schnitte durch erhärtete Larven anfertigte, konnte er zeigen, dass der Mesoblast und die Leibeshöhle in ähnlicher Weise wie bei den Chaetognathen angelegt werden (Tafel II Figur 13). Zur Zeit, wo sich das Nervenrohr entwickelt und die Chorda sich vom Entoblast ablöst, bildet der Urdarm nahe am aboralen Pol der Gastrula 2 Aussackungen, die links und rechts von Chorda und Nervenrohr nach oben zu liegen kommen. Noch während dieselben sich abschnüren, entstehen hinter ihnen in gleicher Weise successive neue Aussackungen, die ebenfalls allmählich selbständig werden. Durch diesen Vorgang zerfällt der Urdarm in den bleibenden Darm und in 2 Reihen hinter einander gelegener Säckchen, die als Urwirbel bezeichnet werden. Letztere umwachsen nach und nach den Darm und bilden sich einerseits in die segmentirten Muskelmassen, andererseits in das Darmfaserblatt um. Auch vermuthet Kowalevsky, dass die Urwirbelhöhlen zum Coelom werden. Die Richtigkeit seiner Angaben ist soeben auch von Hatschek (59) vollkommen bestätigt worden in einem Aufsatz, der über die Entwicklungsgeschichte von *Teredo* handelt.

Da nun *Amphioxus* als das niedrigst organisirte Wirbelthier unter allen Angehörigen des Stammes jedenfalls den ursprünglichsten Verlauf der Entwicklung bewahrt hat, so erwächst hieraus

für den Embryologen von selbst die Aufforderung, von den neu gewonnenen Gesichtspunkten aus auch bei den Cranioten die Genese des Mesoblasts von Neuem zu untersuchen.

Wenn wir die an Widersprüchen so reiche Keimblatt-Literatur überblicken, so hat sich in den letzten Jahren ein wichtiger Fortschritt vollzogen. Die früher am weitesten verbreiteten Ansichten, dass das mittlere Keimblatt ein Abspaltungsprodukt des Ektoblasts oder des Entoblasts oder beider zusammen sei, wird jetzt mehr und mehr als irrig erkannt, und die besten neueren Arbeiten, welche sich auf verschiedene Wirbelthierclassen erstrecken, führen zu dem Ergebniss, dass das mittlere Keimblatt von einer bestimmten Region der Embryonalanlage, von der Primitivrinne, aus entsteht und von hier zwischen die beiden primären Blätter, ohne dass sich von ihnen Zellen abspalten, hineinwächst. Ueber den genaueren Modus der Entwicklung weichen freilich auch dann noch die einzelnen Forscher sehr bedeutend von einander ab. Kölliker (144, 145) lässt zu beiden Seiten der Primitivrinne Zellenmassen, die vom Ektoblast abstammen, sich zwischen diesen und den Entoblast hineinschieben. Kupffer (147) bezeichnet den Gastrulamund als den Ort, von welchem der Process der Mesoblastbildung ausgehe, und schliesst sich den Angaben an, die Rabl (68, 69) und Hatschek (102) von Wirbellosen gemacht haben. Wichtige Ergebnisse gewann Balfour (132) beim Studium der Ontogenese der Elasmobranchier, indem er zeigte, dass der Mesoblast vom unteren Keimblatt und zwar vom Urmund aus in Form zweier in der Mittellinie getrennter Massen angelegt werde. Seine Darstellung hat in zwei kürzlich erschienenen beachtenswerthen Arbeiten von Scott und Osborn (151) und von Bambeke (133), welche die Entwicklung der Tritonen untersucht haben, eine Bestätigung gefunden.

Balfour hat zugleich aber auch das Verdienst, eine neue Hypothese über die Genese des Mesoblasts der Wirbelthiere im Anschluss an die bedeutenden Entdeckungen Kowalevsky's aufgestellt zu haben. Bei verschiedenen Gelegenheiten (131, 132) hat er die Ansicht wahrscheinlich zu machen gesucht, dass die paarig auftretenden Mesoblaststreifen der Wirbelthiere als paarige Ausstülpungen des Urdarms zu betrachten seien, dass die Leibeshöhle daher in derselben Weise wie bei dem Amphioxus und den Chaetognathen ein Enterocoel sei.

Für Balfour's Hypothese glauben wir jetzt beweisende Beobachtungen mittheilen zu können. Nachdem wir durch eigene

Beobachtungen mit den interessanten Verhältnissen der Sagitten bekannt geworden waren, nahmen wir die Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere (142) in Angriff, in der Voraussicht, hier eine analoge Genese des Mesoblasts nachweisen zu können, für welche eine Summe vergleichend anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Momente zu sprechen schien. Die Untersuchungen wurden auf mehrere Objecte ausgedehnt, unter welchen die Amphibien die beweisendsten Resultate geliefert haben. Indem wir es uns vorbehalten, anderen Ortes eine ausführliche Darstellung der beobachteten Erscheinungen zu geben, wollen wir hier in Kürze nur die Punkte hervorheben, welche uns darzuthun scheinen, dass der Mesoblast der Wirbelthiere durch Einfaltung aus dem Entoblast entsteht und die Leibeshöhle von Divertikeln des Urdarms abstammt.

Bei den holoblastischen Eiern der Tritonen, welche wir unserer Schilderung zu Grunde legen wollen, entwickelt sich wie beim Froschei durch Invagination eine typische Gastrula, deren Urmund erst als runder Blastoporus, dann als enger Schlitz noch lange Zeit am hinteren Ende des Embryo erkennbar ist. Von den beiden primären Blättern der Gastrula (Taf. II Fig. 9 u. 10) setzt sich der Ektoblast (*Ek*) aus einer einfachen Schicht hoher Cylinderzellen zusammen, welche sehr regelmässig und fest aneinandergefügt sind, der Entoblast (*En*) dagegen zeigt in den verschiedenen Regionen des Embryo eine abweichende Beschaffenheit. Während nach vorn und am Rücken die Entoblastzellen in einer einfachen Lage angeordnet sind, ist an der Seite und ventralwärts das innere Blatt erheblich verdickt, indem grosse Dotterzellen vielfach über einander liegen und eine hügelartig vorspringende Masse darstellen, welche zum Theil den Gastrulamund verlegt und den Urdarm bis auf einen Hohlraum im oberen und vorderen Theil des Eies einengt. Die beiden Blätter, welche an den Lippen des Urmundes in einander übergehen, bleiben durch einen schmalen Spalt sehr lange von einander getrennt, so dass sich leicht das eine vom anderen ablösen lässt; eine Ausnahme macht nur ein kleiner Streifen in der dorsalen Mittellinie, wo später die Primitivrinne erscheint (Taf. II Fig. 10 *Enc*). Hier sind die Entoblastzellen mit dem äusseren Keimblatt fester verlöthet, sie nehmen eine cylindrische Gestalt an und schliessen, während sie anderwärts unregelmässig und locker zusammengefügt sind, zu einem regelmässigen Epithel aneinander. Wir wollen in Zukunft den so gekennzeichneten Streifen cylindrischer Zellen seiner weiteren Be-

stimmung gemäss als Chordaentoblast von dem übrigen, aus grösseren und mehr polygonalen Elementen bestehenden Theil oder dem Darmentoblast unterscheiden.

Die Entwicklung des mittleren Keimblattes (*Me*) macht sich sehr früh, schon zu einer Zeit bemerkbar, in welcher die Furchungshöhle durch den Invaginationsprocess noch nicht ganz verdrängt und daher die Gastrula noch nicht vollendet ist; sie nimmt ihren Ausgang allein von den Lippen des Blastoporus (Taf. II Fig. 9 *u*), von welchen aus sich linker- und rechterseits je eine kleinzellige Masse (*Me*) zwischen die beiden primären Keimblätter hineinschiebt, um sich von hier aus nach vorn und ventralwärts weiter auszudehnen. Am Mesoblast sind von Anfang an wenigstens zwei Lagen von Zellen, von welchen die eine an den Ektoblast, die andere an den Entoblast angrenzt, zu unterscheiden und als parietales und viscerales Blatt (*Me*² und *Me*¹) zu benennen. Beide sind gewöhnlich fest auf einander gepresst, und nur zuweilen konnte vom Blastoporus aus ein schmaler Spalt eine kleine Strecke weit zwischen sie hinein verfolgt werden. Die Mesoblastzellen sind klein und oval und weichen in Grösse und Gestalt sowohl von den hohen Cylinderzellen des Ektoblasts als auch von den grossen, polygonalen oder ovalen Dotterzellen des Entoblasts nicht unerheblich ab. Ferner sind sie von Anfang an und auch später überall scharf und deutlich von den beiden primären Keimblättern abgegrenzt, so dass eine Entstehung durch Abspaltung ganz und gar ausgeschlossen werden muss. Eine Ausnahme macht nur die Umgebung des Blastoporus. Hier geht das parietale Blatt des Mesoblasts am Rand der Urmundlippen in den Ektoblast, das viscerales Blatt dagegen geht in die Masse der Dotterzellen über an einer Stelle, wo dieselben sich durch Theilung in kleinere Elemente umgewandelt haben. In dieser Stelle möchten wir eine Wucherungszone erblicken, welche das Zellenmaterial zum Wachsthum des Mesoblasts liefert.

Wie schon bemerkt, wird der Mesoblast von Anfang an bei seinem Wachsthum vom Blastoporus aus in Form paariger Streifen angelegt, welche sowohl ventral als dorsal in keinem Zusammenhang untereinander stehen. Dorsal (Taf. II Fig. 10) schiebt sich zwischen beide der Chordaentoblast (*Enc*) trennend dazwischen. Soweit derselbe reicht, ist die Wandung der Embryonalform verdünnt und nur aus den beiden primären Blättern zusammengesetzt, während sie links und rechts von ihm verdickt ist und in Folge der Anlage des Mesoblasts aus 4 Blättern be-

steht: nach Aussen aus dem cylinderzelligen Ektoblast, nach Innen aus dem grosszelligen Darmentoblast und zwischen beiden aus dem parietalen und visceralen Blatt des Mesoblasts. Die beiden letzteren sind auch hier von den angrenzenden primären Keimblättern wieder deutlich abgegrenzt bis auf die Gegend zu beiden Seiten des Chordaentoblasts. Hier hängt das parietale Blatt mit dem cylinderzelligen Chordaentoblast zusammen, das viscerele aber schlägt sich in den Darmentoblast um.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen geht hervor, dass das mittlere Keimblatt nicht einer Abspaltung, sondern einem Einfaltungsprocess sein Dasein verdankt, und zwar beginnt die Einfaltung zu beiden Seiten des Blastoporus und setzt sich von hier links und rechts von der Primitivrinne und dem unter ihr gelegenen Chordaentoblast weiter nach vorn fort. Würden wir uns jetzt die beiden Blätter des Mesoblasts aus einander gewichen vorstellen, so würden wir einen linken und einen rechten Spaltraum erhalten, von denen jeder mit dem secundären Darm communicirt erstens nach dem Blastoporus zu und zweitens in grosser Ausdehnung am Rücken der Larve beiderseits von der Primitivrinne. Bei den Tritonen zerfällt also der Urdarm, wie beim Amphioxus, den Chaetognathen, Brachiopoden etc. durch zwei Falten, die dorsal und nach hinten einen freien Rand besitzen, in einen mittleren Raum, den definitiven Darm, und in zwei seitliche Divertikel oder die Coelomsäcke.

Um die Entwicklungsgeschichte des Mesoblasts und der Leibeshöhle zu beenden, haben wir jetzt noch auf den wichtigen Punkt einzugehen, wie der Mittelraum oder der bleibende Darm sich an der Rückenseite der Larve schliesst, und wie sich der Entoblast von den seitlichen Mesoblaststreifen abtrennt. Es ist dies ein Process, welcher sich gleichzeitig und in Zusammenhang mit der Anlage der Chorda dorsalis vollzieht. Die Chorda stammt vom Epithel des Urdarms ab, von jenem Streifen cylindrischer Zellen, welcher unter der Primitivrinne gelegen als Chordaentoblast von uns bezeichnet wurde. Derselbe ist Anfangs in einer glatten Fläche zwischen den beiden Anlagen des mittleren Keimblatts ausgebreitet, später beginnt er sich einzufalten und eine Rinne zu bilden, wobei er sich vom parietalen Blatt des Mesoblasts ganz ablöst; die Rinne wandelt sich darauf allmählich zu einem soliden Zellenstab, der Chorda, um (Taf. II Fig. 11 *ch*), deren untere Fläche noch geraume Zeit an der oberen Begrenzung des Darms Theil nimmt. Während dieser Vorgänge nähern sich die seitlich gele-

genen Zellenmassen mehr der Mittellinie, dabei verschmelzen das parietale und viscerele Blatt des Mesoblasts zu beiden Seiten der sich entwickelnden Chorda unter einander und trennen sich einerseits vom rinnenförmigen Chordaentoblast, andererseits vom Darmentoblast ab. Die grossen polygonalen Zellen des letzteren rücken nun auch immer mehr von links und rechts auf einander zu, drängen die untere Fläche der Chorda allmählich von der Begrenzung des Darms ab und bewirken endlich, indem sie verschmelzen, den dorsalen Abschluss des letzteren. Schluss des bleibenden Darms an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Mesoblastsäcke vom Entoblast und Genese der Chorda dorsalis aus dem Chordaentoblast sind somit Processe, die auf das Innigste mit einander verbunden sind.

Die Abschnürung der genannten Theile von einander beginnt am Kopfende der Larve und schreitet von hier langsam nach hinten vor, wo noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen bleibt, durch deren Vermittelung das Längenwachsthum des Körpers in analoger Weise, wie bei den Anneliden durch die Wucherungszone der Mesoblaststreifen, bewirkt wird. Jetzt ist auch der Zeitpunkt gekommen, auf welchem bei den Embryonen der Tritonen die Leibeshöhle sichtbar wird. Sowie die Abschnürung der oben namhaft gemachten Theile vollendet ist, weichen die beiden Mesoblastblätter am Kopfende des Embryo und zu beiden Seiten der Chorda und des gleichfalls entstandenen Nervenrohrs aus einander (Taf. II Fig. 11 c) und lassen ein linkes und ein rechtes Enterocoel hervortreten, welches auf den vorhergehenden Stadien nach unserer Auffassung nur wegen der innigen gegenseitigen Berührung seiner Wandungen nicht zu erkennen war.

Um zu zeigen, dass eine derartige Annahme keine unbegründete ist, möchten wir hier noch einmal auf die Entwicklungsgeschichte der Chaetognathen hinweisen, welche in vieler Hinsicht sehr lehrreich ist. Bei den Chaetognathen sind die beiden Mesoblastblätter nur sehr kurze Zeit durch einen Spaltraum, der mit dem bleibenden Darm communicirt, von einander getrennt; dann legen sie sich, während der Embryo sich streckt, ebenso wie die Darmwandungen aneinander, und diese Aneinanderlagerung wird eine so innige, dass jede Spur einer Höhlung im wurmförmigen Körper schwindet, und dass auf optischen und natürlichen Querschnitten die Darmanlage und die seitlichen Mesoblastmassen vollkommen solid sind. Erst spät treten die Höhlungen wieder hervor, welche schon auf einem frühen Entwicklungsstadium, aber nur vor-

übergehend bestanden hatten. Und sollen wir noch an weitere analoge Fälle erinnern, so brauchen wir nur das häufige Auftreten von Gastrulaformen, deren Urdarmhöhle obliterirt ist, zu nennen oder die solide Anlage des Nervenrohrs der Knochenfische oder die solide Anlage der meisten Drüenschläuche. In allen diesen Fällen sehen wir, wie häufig Theile, die ihrer zukünftigen Bestimmung und Function nach hohl sein müssen, im Entwicklungsleben sei es durch Einfaltung oder Ausstülpung als compacte Zellenmassen angelegt werden und erst später ihre Höhlungen erhalten.

Dass die eben gegebene Skizze von der Mesoblastbildung der Wirbelthiere sich mit den neueren Angaben zahlreicher Forscher recht gut in den wichtigsten Punkten vereinbaren lässt, wollen wir an dieser Stelle nur beiläufig hervorheben, indem wir eine ausführliche Erörterung auf die spätere Arbeit verschieben.

Bis hierher haben wir uns bemüht, an der Hand der Entwicklungsgeschichte auf dem Wege directer Beobachtung nachzuweisen, dass das mittlere Keimblatt aus dem Entoblast durch Einfaltung entsteht und dass die Leibeshöhle der Wirbelthiere ein Enterocoel ist. Unsere Theorie findet aber auch noch eine weitere Bestätigung in dem anatomischen und histologischen Verhalten einzelner Organsysteme, welche auffallende Analogieen zu den Einrichtungen der Anneliden darbieten. Wie früher werden wir daher jetzt noch successive zu betrachten haben: 1. die Leibeshöhle, 2. die Befestigungsweise des Darmkanals, 3. die Muskulatur, 4. die Geschlechtsorgane und 5. das Excretionssystem.

1. Die Leibeshöhle ist ein grosser, einheitlicher, zwischen Darm und Körperwand gelegener Hohlraum, welcher allseitig gegen das Blutgefässsystem abgeschlossen ist. Bei Fischen und Amphibien wird sie auf weite Strecken von einem Flimmerepithel ausgekleidet. In keinem einzigen Falle entwickelt sie sich aus einem Zusammenfliessen zahlreicher einzelner Spalträume im Mesenchym, sondern erscheint sehr früh in Form zweier mit epithelialen Wandungen versehener Säcke, welche bald ventralwärts in Communication treten. Dadurch stellt sie sich von Anfang an in Gegensatz zu einer anderen Kategorie von Hohlräumen, welche im Mesenchym der Wirbelthiere als grössere und kleinere Lacunen zur Anlage kommen, Theile des Lymphgefässsystems sind und in den einzelnen Stämmen der Wirbelthiere eine sehr verschiedenartige Ausbildung erreichen. (Subcutane Lymphräume der Amphibien, Arachnoideal- und Subarachnoidealraum des Centralnervensystems etc.).

2. Das Darmrohr ist von einem Faserblatt umgeben und durch ein Mesenterium dorsal an der Rumpfwand befestigt. Ein ventrales Mesenterium ist nur ganz vorübergehend auf frühen Stadien der Entwicklung vorhanden und schwindet, indem linker und rechter Coelomsack zu einem einzigen Hohlraum verschmelzen.

3. Die animale Muskulatur der Wirbelthiere muss nach ihrer feineren Structur, nach ihrer Anordnung und Entwicklungsweise zum epithelialen Typus hinzugerechnet werden. Ihre einfachsten Bestandtheile sind feine, quergestreifte Fibrillen, welche in grösserer Anzahl zu höheren Einheiten verbunden sind. Die Fibrillencomplexe, in welchen immer mehrere Myoblasten als sogenannte Muskelkörperchen nachzuweisen sind, nehmen in den einzelnen Classen der Wirbelthiere verschiedene Formen an, beim Amphioxus erscheinen sie als Blätter (Grenacher (141), Langerhans (149)), bei den Cyclostomen als Muskelkästchen (Grenacher (141), Langerhans (148) Schneider (153)) und bei den übrigen Classen als Primitivbündel, die mit einem besonderen Sarcolemm umhüllt sind. Ursprünglich sind alle Elemente parallel zu einander und in longitudinaler Richtung vollkommen regelmässig angeordnet, wie es beim Amphioxus, bei den Cyclostomen und Fischen an dem grössten Theil der Muskulatur auch bei dem erwachsenen Thiere noch der Fall ist. Erst bei den höheren Wirbelthieren tritt namentlich in Zusammenhang mit der Entwicklung der Gliedmaassen in der Verlaufsrichtung der Muskelfasern eine grössere Complication ein, welche indessen von dem ursprünglichen einfacheren Verhalten ableitbar ist.

Noch mehr aber als durch die feinere Structur und Anordnung wird die epitheliale Natur der animalen Muskeln der Wirbelthiere durch ihre Entwicklungsgeschichte bewiesen, durch die That- sache, dass sie vom Epithel des Coeloms wie die Muskeln der Chaetognathen und Anneliden abstammen. Um dies darzuthun, haben wir auf die Bildung der sogenannten Urwirbelplatten und Urwirbel zurückzugreifen.

Wie bei den Würmern, so findet auch bei den Wirbelthieren eine Segmentirung des Körpers statt, die von den Wandungen des Enterocoels ausgeht und am Kopfende des Embryo beginnend nach rückwärts fortschreitet. Im Unterschied zu den Würmern werden hier aber die beiden Coelomsäcke nicht vollständig segmentirt, sondern nur die an das Nervenrohr und die Chorda angrenzenden Partien, welche sich von den lateralen Theilen abschnüren

und zu den Urwirbelplatten werden. Beim Triton enthalten dieselben in ihrem Innern eine ziemlich ansehnliche Höhlung, die nichts anderes als ein abgeschnürter Theil des Coeloms ist (Taf. II Fig. 11 c). Durch weitere Faltungs- und Abschnürungsprocesse zerfällt alsbald noch jede Urwirbelplatte in eine Reihe hinter einander gelagerter Urwirbel oder Ursegmente (Taf. II Fig. 12 c¹). Ein jedes derartige Segment erscheint bei Triton als ein Säckchen, dessen Wandung aus einem Epithel hoher cylindrischer Zellen, einem directen Abkömmling des Coelomepithels besteht; bei Petromyzon ist es solid, indem seine Wandungen aufeinander gepresst sind.

Aus den Urwirbeln nun nimmt die Muskulatur ihren Ursprung und zwar aus der an das Nervenrohr und an die Chorda angrenzenden Epithelschicht, welche wir als die myogene bezeichnen wollen. Ueber den intimeren Vorgang mögen uns zwei Objecte, welche sich nicht gleichartig verhalten, Petromyzon Planeri und Triton taeniatus, Aufklärung geben.

Bei Petromyzon (Taf. III Fig. 14) werden in der myogenen Schicht die Zellen sehr hoch und langgestreckt und nehmen die Form von Platten an, welche in ihrer Mitte einen ovalen bläschenförmigen Kern führen und senkrecht zur Oberfläche der Chorda und des Nervenrohrs in longitudinaler Richtung gestellt sind; nach der dorsalen und der ventralen Kante der Urwirbel zu werden die Myoblasten niedriger und gehen so allmählich in das äussere Epithel (*r*) über, welches an die Epidermis angrenzt, mehr aus cubischen Elementen zusammengesetzt ist und, da es die Lederhaut bildet, als dermale Schicht benannt werden kann. Alle Zellen sind auf dem vorliegenden Stadium, welches neun Tage nach der Befruchtung eintritt, noch insgesamt reichlich mit Dotterkörnern erfüllt. Die Ausscheidung von Muskelfibrillen hat bereits, wenn auch in geringem Maasse, begonnen. Auf unserer Figur (Taf. III Fig. 14) bemerkt man zwischen den Seitenwänden benachbarter Myoblasten einzelne glänzende, in Reihen angeordnete Körnchen (*f*), welche die Querschnitte feiner Muskelfibrillen sind. Deutlichere Bilder erhält man indessen erst von ausgeschlüpften, etwa 2 Wochen alten Larven (Taf. III Fig. 16). Bei diesen sind die Myoblasten, in welchen die Dotterkörnchen aufgebraucht worden sind, bedeutend schmaler geworden. Muskelfibrillen sind in grösserer Menge zwischen ihnen ausgeschieden und sind zu Blättern (*B*) vereinigt, welche senkrecht der Chorda und dem Nervenrohr auf-

sitzen; sie schieben sich wie Scheidewände zwischen die Bildungszellen hinein, deren ovale Kerne wohl durch stattgehabte Theilung an Grösse eingebüsst haben, und lassen für jene nur schmale Interstitien zwischen sich frei. Jedes Muskelblatt ist von den angrenzenden Seitenflächen zweier Myoblasten erzeugt worden. Dies gibt sich daran zu erkennen, dass es sich aus zwei Lagen feinsten Fibrillen zusammensetzt, welche durch einen zarten Streifen von Kittsubstanz von einander getrennt sind, und von welchen die eine Lage dieser, die andere Lage jener Bildungszelle ihr Dasein verdankt. Die grosse Aehnlichkeit mit den Muskelblättern der Chaetognathen, mancher Nematoden und der Anneliden liegt so klar zu Tage, dass es genügt auf dieselbe aufmerksam gemacht zu haben.

An den vorliegenden Präparaten (Taf. III Fig. 16) ist ausserdem noch sehr deutlich zu beobachten, dass bei den Larven eine Neubildung von Muskelblättern fortwährend statt hat und zwar an dem dorsalen und dem ventralen Rande eines jeden Ursegmentes. Hier werden die Myoblasten immer niedriger, haben immer spärlichere Muskelfibrillen zwischen sich ausgeschieden und stellen endlich rein protoplasmatische, cubische Elemente dar, welche einen Uebergang zu der dermalen Epithellage (*r*) vermitteln, deren Zellen sich jetzt in hohem Maasse abgeflacht haben und ganz plattenförmig geworden sind. Die beiden Ränder der Ursegmente bilden also eine Wucherungszone, mittelst deren die Rumpfmuskulatur sich immer weiter dorsal- und ventralwärts ausdehnt.

Eine noch vorgerücktere Phase der Muskelentwicklung zeigt uns Taf. III Fig. 13, welche einem Querschnitt durch eine 6 Wochen alte Larve entstammt. Aus den Muskelblättern sind jetzt Muskelkästchen entstanden, wie Schneider (153) die eigenthümlichen definitiven Structurelemente der Cyclostomen benannt hat. Es haben sich nämlich die einander zugekehrten Fibrillenlagen zweier Blätter, welche von ein- und demselben Myoblasten gebildet worden sind, mit ihren Rändern untereinander verbunden, so dass jede Bildungszelle von den ihr zugehörigen Fibrillen rings umschlossen wird. Die homogene Stützsubstanz, welche früher an den Blättern nur als feine Linie angedeutet war, hat zugenommen und liefert die Septen (*s*), durch welche die einzelnen Muskelkästchen von einander getrennt werden. Eine dritte Veränderung endlich beruht darin, dass die protoplasmatische Grundsubstanz der Myoblasten fast vollständig aufgebraucht worden ist, und dass an ihre Stelle zahlreiche feine Fibrillen getreten sind, welche das ganze Innere

des Kästchens ausfüllen. Zwischen ihnen sind sehr kleine Kerne vorhanden, welche auf ein Muskelement in grösserer Anzahl kommen und von dem ursprünglich einfachen Kern sich herleiten müssen. Unter den Fibrillen eines Kästchens kann man jetzt zwei verschiedene Arten unterscheiden, 1. Fibrillen, welche den Septen fest anhaften, und 2. Fibrillen, welche den Binnenraum ausfüllen.

Die mit der Grössenzunahme des Thieres noch weiter eintretenden Veränderungen sind mehr geringfügiger Art. Während bei der Larve die Muskelkästchen noch sehr klein sind, erreichen sie beim Erwachsenen eine ausserordentliche Grösse und schliessen zahlreiche zu Platten verbundene Fibrillen mit zahlreichen Kernen ein. Auch tritt jetzt der Unterschied zwischen den beiden Arten von Fibrillen, den wandständigen und den central gelegenen, noch viel schärfer hervor, wie dies durch die schönen Untersuchungen von Grenacher (141) schon länger bekannt und neuerdings auch wieder durch Schneider (153) bestätigt worden ist. Die Grundsubstanz zwischen den Kästchen nimmt ebenfalls successive etwas an Masse zu und es kommen in ihr spärliche Zellen zum Vorschein, welche dem Mesenchym, auf dessen Entstehung wir noch in dem über die Organsysteme handelnden Abschnitt später eingehen werden, angehören und in die Septen eingewandert sein müssen. Auch Blutgefässe nehmen in den Septen ihren Weg. Mit einem Worte, es findet eine Durchwachsung der Bildungsproducte des Coelomepithels und des nur in geringem Grade entwickelten Mesenchyms statt.

An die Muskulatur der Petromyzonten reiht sich in mancher Hinsicht diejenige des Amphioxus an. Auch hier besteht die Muskelmasse eines Myocomma, wie Grenacher (141) und Langerhans (149) schildern, aus rhombischen Platten longitudinaler Fibrillen mit selten aufzufindenden Kernen.

In einer etwas anderen Weise als bei Petromyzon Planeri erfolgt die Entwicklung der Muskelemente bei Triton taeniatus. Als Ausgangspunkt wählen wir auch hier wieder die Ursegmente (Taf. II Fig. 12 c¹), welche einen Hohlraum enthalten, und deren Wand aus einer einfachen Schicht grosser cylindrischer Zellen gebildet wird. Die nächsten Stadien lehren uns, dass in dem Theil des Epithels, welcher an das Nervenrohr und die Chorda angrenzt, eine lebhafte Zellvermehrung vor sich geht. Hierbei verlieren die Zellen ihre ursprüngliche Anordnung und Form; sie wandeln sich jetzt in longitudinal verlaufende Cylinder um, welche die Länge eines Myocomma erreichen und in grosser An-

zahl zu beiden Seiten des Rückenmarks und der Chorda neben einander geschichtet sind und den ursprünglichen Hohlraum des Urwirbels ganz ausfüllen. An älteren Larven umgibt sich jeder Cylinder, der in seinem Protoplasma ausser einem Kern auch noch zahlreiche Dotterplättchen einschliesst, mit einem Mantel feinsten quergestreifter Fibrillen. So erklärt sich das in Taf. III Fig. 15 dargestellte Querschnittsbild. Unregelmässige Ringe von stark glänzenden Körnchen, den Durchschnitten der Fibrillen (*f*), grenzen dicht an einander, nur durch eine minimale Spur von Zwischen-substanz getrennt. Im Inneren der Ringe beobachtet man Protoplasma bald mit einem grossen bläschenförmigen Kern, bald mit mehreren Dotterplättchen (Taf. III Fig. 20).

Ein solcher Muskelcylinder ist einem Muskelkästchen der Petromyzonten zu vergleichen. Auch spielt sich hier wie dort eine Reihe ähnlicher Veränderungen weiter ab. Je älter die Larven werden (Taf. III Fig. 19), um so mehr werden die Dotterplättchen aufgelöst und um so mehr Fibrillen werden ausgeschieden, welche den Binnenraum des Cylinders allmählich ausfüllen und nur in der Axe Stellen frei lassen, in welche die Kerne, die sich durch Theilung vervielfältigt haben, zu liegen kommen. Zwischen den Primitivbündeln, wie wir jetzt die Gebilde auch nennen können, nimmt nach und nach die trennende Stützsubstanz (*s*) an Masse etwas zu, und später werden in ihr Zellen und Blutgefässe, welche dem Mesenchym angehören, wie bei den Petromyzonten, sichtbar.

Auch zu diesem Process der Muskelentwicklung können wir ein Pendant bei den Wirbellosen und sogar in dem Stamm der Coelenteraten nachweisen. Wir erinnern an das Muskelgewebe mancher Actinien und der Charybdeen (Taf. III Fig. 8), dessen Querschnitte den Ausgangsstadien der Wirbelthiermuskulatur (Taf. III Fig. 15) auffallend ähnlich sind.

Wir resümiren also kurz die Resultate unserer Untersuchung ¹⁾ dahin: Bei den Wirbelthieren entwickelt sich die Rumpfmuskulatur aus einem Theil des Coelomepithels in derselben Weise, wie bei den Actinien aus dem Entoderm und bei den Chaetognathen und Anneliden

¹⁾ Anderen Ortes werde ich auf die Entwicklung und vergleichende Histologie des Muskelgewebes ausführlicher zurückkommen und dann auch auf die vielfach abweichenden Literaturangaben (Götte [140], Calberla [136] etc.) näher eingehen. (Oscar Hertwig.)

aus dem parietalen Blatte des Mesoblasts; es werden die einzelnen Elemente vom Mesenchym nachträglich umwachsen. Die zwei Modificationen des epithelialen Muskelgewebes lassen sich den Muskelblättern und den Primitivbündeln der Wirbellosen vergleichen.

4) Eine ausserordentlich werthvolle Stütze für die Theorie, dass die Leibeshöhle der Wirbelthiere ein Enterocoel ist, liefert das Verhalten der Geschlechtsorgane. Wie nach den Arbeiten von Pflüger (150), Bornhaupt (134), Waldeyer (154) und zahlreichen anderen Forschern jetzt über allen Zweifel sicher gestellt ist, nehmen die Eier aus dem Coelomepithel ihren Ursprung und werden erst nachträglich vom Mesenchym, dem Stroma des Eierstocks, umhüllt. Aber auch für die Bildungszellen der Spermatozoen ist es durch die Untersuchungen von Bornhaupt (134), Egli (137), Semper (152), Braun (135) und Kölliker (144) schon mehr als wahrscheinlich geworden, dass sie demselben Boden wie die Eier, dem Keimepithel des Enterocoels, entstammen, dass sie vom Mesenchym umwachsen werden und sich erst secundär mit den zur Ausführung dienenden Kanälen des Wolff'schen Körpers in Verbindung setzen. Somit herrscht in der Genese der Geschlechtsorgane vollständige Uebereinstimmung zwischen den Wirbelthieren einerseits und den Chaetognathen, Brachiopoden und Anneliden andererseits. Die Uebereinstimmung äussert sich aber auch noch weiter darin, dass die Geschlechtsproducte der Wirbelthiere bei ihrer Reife in das Enterocoel entleert und erst von da durch besondere Oeffnungen und Kanäle nach Aussen befördert werden. Mit den Eiern geschieht es überall, mit den Spermatozoen wenigstens bei einem Theil der niederen Wirbelthiere (Cyclostomen, Teleostier). Die Entleerung der Geschlechtsproducte in die Leibeshöhle wird daher als der ursprüngliche Zustand, und alle anderen Arten der Ausführung werden als secundär erworbene Einrichtungen beurtheilt werden müssen, wie solche ja auch in den höheren Abtheilungen der Anneliden sich in der verschiedensten Weise ausgebildet haben.

5) Das Epithel der Leibeshöhle giebt ferner auch den Mutterboden für die Excretionsorgane ab, welche sich aus ihm durch Einstülpung nach Art anderer Drüsen entwickeln. Auf die Uebereinstimmung mit den Einrichtungen der Anneliden ist schon von mehreren Seiten hingewiesen worden

(Semper 152, Balfour 132). Man hat die ursprünglich metamer angeordneten Urnierenkanälchen mit ihren Wimpertrichtern den Segmentalorganen oder Schleifenkanälen verglichen, wobei in-
 dessen zu bemerken ist, dass die Uebereinstimmung nur eine theil-
 weise ist (Gegenbaur 159, Fürbringer 138, 139). Denn bei
 den Gliederwürmern mündet jedes Segmentalorgan für sich ge-
 trennt nach Aussen, während bei den Wirbelthieren die Urnieren-
 kanälchen sich mit einem gleichfalls vom Coelomepithel durch Ein-
 faltung gebildeten Längsstamm, dem Wolff'schen Gang, verbinden
 und durch Vermittlung desselben an einer einzigen Stelle ihr Ex-
 cret nach Aussen entleeren. Dagegen ist eine weitere Ueberein-
 einstimmung noch darin zu erblicken, dass bei Anneliden und
 Wirbelthieren die Excretionsorgane in vielen Fällen noch die Neben-
 function übernommen haben, die Geschlechtsproducte nach Aussen
 zu entleeren. Die Vorbedingungen für ein solches Ineinandergrei-
 fen der beiden Organsysteme scheinen uns in ihrem gemeinsamen
 Ursprung von dem Epithel des Enterocoels gegeben zu sein.

Wenn wir die zusammengestellten Thatssachen überblicken, so
 scheint uns kein Punkt gegen die Ansicht, dass die Wirbelthiere
 Enterocoelier sind, zu sprechen, viele Punkte dagegen können für
 dieselbe geltend gemacht werden: 1) Die von Kowalevsky
 und Hatschek in übereinstimmender Weise gemach-
 ten Angaben über die Entwicklung des *Amphioxus*
lanceolatus; 2) die Anlage des Mesoblasts bei ver-
 schiedenen cranioten Wirbelthieren durch eine Ein-
 faltung des Entoblasts, welche vom Rand des Urmundes
 aus und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts er-
 folgt; 3) die Differenzirungen, welche das Epithel der
 Mesoblastsäcke erfährt, Genese der Muskeln aus dem
 parietalen Blatt und Structur und Anordnung derselben,
 Abstammung der Geschlechts- und Excretionsorgane
 aus dem Epithel des Coeloms und die Beziehungen
 der beiden Organsysteme zu einander und zur Leibeshö-
 hle; 4) Befestigung des Darms durch ein Mesente-
 rium; 5) Unabhängigkeit der Leibeshöhle vom Blut-
 gefässsystem und theilweise Auskleidung mit einem
 Flimmerepithel.

6. Die Arthropoden.

Aus den zahlreichen Untersuchungen der Neuzeit über die
 Entwicklung der Arthropoden geht unzweifelhaft hervor, dass bei

den zur Bildung der Keimblätter führenden Processen erhebliche Unterschiede in den einzelnen Abtheilungen herrschen, und zwar scheinen die Unterschiede derart vertheilt zu sein, dass einerseits sämmtliche Crustaceen, andererseits sämmtliche Tracheaten entwicklungsgeschichtlich einander näher stehen. Wenn nun auch die Verschiedenheiten nicht von so fundamentaler Bedeutung sind, dass sie nicht auf einander oder auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückgeführt werden könnten, so genügen sie doch, um eine getrennte Besprechung beider Abtheilungen nöthig zu machen; wir beginnen dabei mit den Tracheaten, für die wir die Insekten als typische Repräsentanten wählen, weil wir uns hier auf Grund eigener Untersuchungen ein selbständiges Urtheil bilden können.

Die Frage nach den Keimblättern der Insekten ist lange Zeit über ein Gegenstand lebhaften Streites gewesen. Nachdem Kölliker und Zaddach Keimblätter, wie sie von Baer und Remak bei den Wirbelthieren entdeckt worden waren, auch für die Insekten zum ersten Male nachzuweisen versucht hatten, war Weismann (129) auf Grund sehr ausführlicher und ausgedehnter Untersuchungen über die Dipteren zu dem Resultat gelangt, dass die Keimblättertheorie in keiner Weise auf die Insekten übertragbar sei. An diesem Resultate wurde durch die umfangreiche Arbeit Metschnikoff's (125) wenig geändert, da der russische Forscher, wenn auch selbst zur Annahme von Keimblättern hinneigend, eine Schichtung der embryonalen Zellen nur in den Extremitätenanlagen, dagegen nicht im Keimstreif selbst beobachten konnte. Ein nachhaltiger Umschwung wurde erst herbeigeführt, als Kowalevsky (123) zum ersten Male Querschnitte durch den Keimstreifen der Insekten legte und damit die Forschung in neue Bahnen lenkte. Nach Kowalevsky stülpt sich ein Theil der Blastodermis, welche die centrale Dottermasse umgiebt, in der ganzen Länge des Embryo auf der später zur Bauchseite werdenden Fläche ein und liefert die gemeinsame Anlage für das mittlere und untere Keimblatt; das letztere soll sich links und rechts von der Mittellinie von dem eingestülpten Zellenmaterial in Form paariger Zellenstreifen abspalten, welche erst später ventral und dorsal zusammenwachsen, den Dotter umhüllen und so das Darmrohr erzeugen. Die Richtigkeit dieser Darstellung, welcher in vieler Hinsicht auch Hatschek (121) beipflichtete, wurde in Frage gezogen, als Bobretzky (115) in dem vom Blastoderm umschlossenen Dotter Zellen nachwies, welche Kowalevsky in

seiner Beschreibung wenig berücksichtigt hatte. Daher hat denn auch der neueste Beobachter der Insektenentwicklung Graber (117, 118) sich dahin ausgesprochen, dass die Dotterzellen der Entoblast seien, während die Einstülpung allein das mittlere Keimblatt liefere.

Die Darstellungen von Kowalevsky und von Graber haben beide etwas Unbefriedigendes. Nach Kowalevsky würden wir, wenn wir seine Beobachtungen durch Bobretzky's Entdeckung der Dotterzellen ergänzen, ein Zellenmaterial haben, welches durch Dotterreichthum ganz an die Entoblastzellen anderer Thiere erinnert, sich aber am Aufbau des Körpers auch nicht im Geringsten activ theilnimmt; diese Schwierigkeit würde durch Graber beseitigt, dafür aber die neue Absonderlichkeit eingetauscht werden, dass eine Einstülpung, welche ausserordentlich mit der Gastrula-einstülpung der übrigen Thiere übereinstimmt, Nichts zur Bildung des Entoblasts beiträgt, sondern allein das mittlere Keimblatt liefert. In beiden Fällen würde es unmöglich sein, die Keimblattbildung der Insekten auf die der übrigen Thiere, die nahe verwandten Crustaceen nicht ausgenommen, zurückzuführen. Das allein ist schon genügend um zu zeigen, dass die Beobachtungen nicht erschöpfend sind, eine Ansicht, von deren Richtigkeit wir uns im Laufe dieses Sommers durch eigene Untersuchungen über Schmetterlinge und Käfer haben überzeugen können. Wir haben dabei nachweisen können, dass die Bildung der Keimblätter bei den Insekten principiell sich in derselben Art vollzieht, wie bei den Wirbelthieren und anderen Enterocoeliern, und werden dies durch eine kurze Uebersicht unserer Ergebnisse jetzt näher begründen.

Aus den frühesten Stadien der Insektenentwicklung, auf die wir hier nicht näher einzugehen brauchen, sind zwei Momente für uns von Bedeutung, welche beide mit dem relativen Reichthum an Dottermaterial zusammenhängen. 1. Das Ei zerfällt ausserordentlich spät in die Furchungskugeln, besonders spät zerfällt der centrale dotterreiche Theil, welcher nicht etwa bloss die Bedeutung eines unorganisirten Nährmaterials besitzt, sondern einen Theil der Embryonalzellen repräsentirt und sich am Aufbau des Embryo theilnimmt, wie dies für den Dotter der Vögel, Reptilien, Fische, Cephalopoden, also für alle analogen Fälle erwiesen ist. 2. Das Ei ist jederzeit solid; nach Ablauf der Furchung fehlt die Furchungshöhle, ja selbst später ist der fertige Darm noch von Dottermaterial vollkommen erfüllt, und nur die vom Ektoblast eingestülpten Theile, der Anfangsdarm und der Enddarm, lassen

ein Lumen erkennen. Auch die Leibeshöhle ist lange Zeit über von Dotterzellen erfüllt.

Das an zweiter Stelle genannte Moment ist ganz besonders wichtig für die Beschaffenheit der von Kowalevsky entdeckten Einstülpung, mit welcher wir unsere zusammenhängende Darstellung beginnen wollen, und die wir kein Bedenken tragen in jeder Beziehung der Gastrulaeinstülpung der übrigen Thiere zu vergleichen. Die Gastrulaeinstülpung ist nämlich solid, was ein genaueres Studium ihrer Zellenlagen nicht unwesentlich erschwert; doch helfen hinreichend feine Schnitte durch den Keimstreifen senkrecht zu dem als Längsspalte erscheinenden Gastrulamund über die Schwierigkeit hinweg. Die hierbei erhaltenen Bilder zeigen auffällige, in bestimmten Intervallen, wahrscheinlich segmentweise, wiederkehrende Verschiedenheiten. Bald besteht die Einstülpung nur aus einer einzigen Zellenlage, die vom Urmund aus nach links und rechts sich zwischen Dotter und Ektoblast einschiebt (Taf. II Fig. 1 u. 2 *Me*), bald wiederum schlägt sich die Zellenlage an ihren beiden Rändern um und erzeugt so eine zweite unmittelbar an den Dotter grenzende Schicht, welche aber in der Mitte unter dem Gastrulamund eine Unterbrechung hat (Taf. II Fig. 3). Das letztbeschriebene Bild wird stets angetroffen bei weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstadien.

Die Gastrulaeinstülpung ist somit nicht, wie wir sie sonst zu beobachten gewohnt sind, ein mit Ausnahme des Urmunds völlig geschlossener Sack, sondern besitzt eine am Grund der Einstülpung gelegene bald weitere bald engere Oeffnung. Die Oeffnung wird durch den Dotter geschlossen, welcher anfänglich noch eine einzige vielkernige Riesenzelle ist, später in ein Multiplum von zahlreichen kleineren Dotterzellen zerfällt. Diese Wahrnehmung ist für die Beurtheilung der Insektengastrula von grosser Bedeutung, da sie lehrt, dass die dotterarmen kleinen Zellen, welche in ihrem Aussehen mit den Elementen des Blastoderms übereinstimmen, nicht für sich allein die Gastrulaeinstülpung bilden, sondern in dieser Function durch die Dotterzellen ergänzt werden. Beiderlei Zellen gehören somit zusammen und repräsentiren gemeinsam den primären eingestülpten Entoblast.

Gegen diese Auffassungsweise könnte ein Einwand aus dem verschiedenen Charakter der Zellen, welche an der Zusammensetzung des soliden Urdarms Theil haben, erhoben werden, weil die einen dotterreiche grosse Gebilde mit grossen Kernen sind, die anderen dagegen rein protoplasmatische, kleine Körper haben. Al-

lein dieser Einwand ist nicht stichhaltig, da die durch den Dotterreichthum bedingten Verschiedenheiten keineswegs für die morphologische Unterscheidung der Embryonalzellen von der Bedeutung sind, welche man ihnen vielfach beizumessen geneigt ist. Die Anhäufung von Dotterplättchen im Keim ist eine embryonale Anpassung, welche sich bei zunehmender Complication des thierischen Baues geltend macht, wenn die Zellen des Embryo von der Nahrungszufuhr von aussen abgeschnitten sind und gleichwohl eine grosse Mannichfaltigkeit morphologischer und histologischer Differenzierungen zu liefern haben. Die Art, in welcher dann das Dottermaterial auf die embryonalen Zellen vertheilt wird, kann sehr verschiedenartig sein, wenn auch eine gewisse Gesetzmässigkeit sich nicht verkennen lässt. Im Allgemeinen kann man sagen, dass mit der Zunahme des Dotters derselbe sich mehr und mehr auf bestimmte Zellen beschränkt. Anfänglich auf alle Zellen nahezu gleichmässig vertheilt, giebt er zunächst den Ektoblast Preis, später auch den Mesoblast und häuft sich zuletzt in den Zellen des Darmdrüsenblatts an, welche ihrer ganzen Bestimmung nach am meisten zu Ernährungsorganen taugen. Schliesslich tritt auch zwischen diesen wieder eine Sonderung ein, indem nur ein Theil mit Dottermaterial beladen und bei der Furchung lange Zeit über zu einer einzigen grossen Riesenzelle vereinigt bleibt, während ein anderer Theil in seiner Beschaffenheit sich mehr den Mesoblast- und Ektoblastzellen anschliesst. Diese Vorgänge, für die es nicht schwer fällt, beweisende Beispiele namentlich in der Classe der Wirbelthiere ausfindig zu machen, lehren, dass wie im Allgemeinen so auch im vorliegenden Falle bei den Insekten kein Grund dazu vorliegt, Zellen von verschiedenem Gehalt an Dotterplättchen nicht zu demselben Keimblatt zu rechnen.

Der Antheil, welchen die Dotterzellen an der Gastrulaeinstülpung besitzen, tritt auf den weiteren Stadien der Entwicklung noch klarer hervor. Je mehr der Keimstreifen in Folge fortgesetzten Wachsthum's an Breite zunimmt, um so mehr dehnt sich auch die Gastrulaeinstülpung nach links und rechts aus, während sich der Urmund schliesst (Taf. III Fig. 6). Dabei erweitert sich am Grund der Gastrulaeinstülpung die Stelle, in deren Bereich die Dotterzellen zur Begrenzung herangezogen werden. Der übrige, von kleinen protoplasmatischen Zellen gebildete Theil der Einstülpung lässt deutlicher als bisher seine Zusammensetzung aus zwei Blättern erkennen. Das eine Blatt, das Hautfaserblatt (*Me*²), grenzt an den Ektoblast, mit dem es früher, als noch der Urmund

existierte, zusammenhing; es verdickt sich bedeutend, indem seine Zellen durch Theilung eine vielschichtige Masse liefern, und geht links und rechts durch Umschlag in das zweite Blatt (*Me*¹) oder das Darmfaserblatt über, welches sich vor ihm stets durch seine Einschichtigkeit auszeichnet. Das Darmfaserblatt ist durch die Dotterzellen unterbrochen und besteht daher aus paarigen Anlagen, zwei schmalen Streifen von kleinen Cylinderzellen. Beide Blätter liegen nicht mehr fest gegeneinander gepresst, indem Dotterzellen sich zwischen sie hineingedrängt haben und den so entstandenen Zwischenraum, der später zur Leibeshöhle wird, ausfüllen. Das Darmdrüsenblatt endlich wird zunächst noch durch die Dotterzellen repräsentirt, bildet sich aber durch Umwandlung derselben bei fortschreitender Entwicklung ebenfalls zu einer Schicht kleiner protoplasmatischer Zellen um. Die Art, wie dies geschieht, lässt auf's Neue die innigen Beziehungen erkennen, in denen die durch verschiedenen Dotterreichthum unterschiedenen Theile der Gastrula-einstülpung zu einander stehen.

Die Umwandlung der Dotterzellen wird durch eine Auflösung der Dotterkörnchen eingeleitet; es entsteht so eine homogene, wenig körnige Masse mit zahlreichen eingestreuten Zellkernen, welche von wenig Protoplasma umgeben werden. Der Process beginnt an den freien Rändern des Darmfaserblatts, dehnt sich von hier aus in der ganzen Peripherie der Dottermasse aus und ergreift besonders alle ventralen, zwischen Darm- und Hautfaserblatt gelegenen Partien in grosser Ausdehnung.

Im Bereich der umgewandelten Dotterzellen und offenbar in Folge einer weiteren Metamorphose derselben treten die ersten Zellen auf, welche die bleibende epitheliale Auskleidung des Darmcanals, eine Schicht kleiner Cylinderzellen, zu bilden bestimmt sind (Taf. III Fig. 4 *En*). Anfänglich sind es ihrer nur einige wenige und diese liegen dorsal vom Darmfaserblatt, dicht an dasselbe angefügt; allmählich jedoch gesellen sich neue Elemente zu den vorhandenen, bis sich endlich in jeder Hälfte des Keims im Anschluss an die hier gelegene Hälfte des Darmfaserblatts ein Polster von Cylinderzellen (*En*) entwickelt hat. Bei seiner Umwandlung zu einer Epithelschicht stellt sich uns somit das Darmdrüsenblatt analog dem Darmfaserblatt als eine paarige Anlage, als ein rechter und ein linker Zellstreifen, dar.

Die Zellstreifen beider Blätter wachsen nun nach der Mittellinie zusammen und vereinigen sich zur Bildung eines einfachen Darmfaserblatts (*Me*¹) und Darmdrüsenblatts (*En*) (Taf. III Fig. 5). Der Weg,

welchen sie hierbei nehmen, geht quer durch das Dottermaterial hindurch, welches so in zwei Theile zerlegt wird, einen ventralen kleineren und einen dorsalen grösseren. Ersterer füllt einen Raum aus, welcher später zur Leibeshöhle wird, und enthält nur Zellen, welche die oben beschriebene Metamorphose erlitten haben; letzterer gelangt später ganz in den Darm und ist fast nur aus gewöhnlichen Dotterzellen zusammengesetzt.

Auf dem zuletzt besprochenen Entwicklungsstadium, welches übrigens sehr weit vorgeschritten ist, und auf dem sich schon viele Organe des Insekts angelegt haben, sind zum ersten Mal alle Keimblätter als gesonderte Zellschichten erkennbar. Das äussere Keimblatt bildet die Körperbedeckung und die Embryonalhüllen, das mittlere Keimblatt gliedert sich in zwei Zellschichten, das stark verdickte Hautfaserblatt und das einschichtige, quer durch den Embryo ziehende Darmfaserblatt; mit letzterem ist das Darmdrüsenblatt, ebenfalls eine quere Zellschicht, fest verbunden. Die weitere Entwicklung besteht nun darin, dass die flächenhaft ausgebreitete, zweischichtige Darmwand sich dorsalwärts zu einem rings geschlossenen, von Dotterzellen vollkommen erfüllten Darmrohr zusammenkrümmt. Dabei muss das beiderseits mit dem Darmfaserblatt zusammenhängende Hautfaserblatt ebenfalls nach dem Rücken emporwachsen, bis sich Haut- und Darmfaserblatt der linken und rechten Seite vereinigen; es kommt dann vorübergehend zur Bildung eines dorsalen Mesenteriums.

Die kurze Darstellung von der Genese der Keimblätter, der Leibeshöhle und des Darmkanales, für welche später die Be- weise in einer ausführlicheren Darstellung der Insekten-Entwicklung beigebracht werden sollen, bedarf einiger erläuternder Bemerkungen, welche die Beziehungen zur Entwicklungsweise anderer Thiere in das Auge fassen. Zu dem Zweck müssen wir die principiell wichtigen Charakterzüge von den secundär hinzugetretenen, die palingenetischen Vorgänge von den cenogenetischen zu trennen suchen.

Wie in so vielen anderen Fällen, so ist es auch bei den Insekten die ausserordentliche Anhäufung des Dotters, welche den Entwicklungsgang modificirt und ihm das fremdartige Gepräge verliehen hat. Eine Folge davon ist der Mangel jeglicher Hohlräume, da aller Raum im Ei vom Dotter in Anspruch genommen ist. Wie wir schon früher die Furchungshöhle und Gastrulahöhle vermissten, so haben wir jetzt den Mangel eines Lumens für den Darm und die Leibeshöhle kennen gelernt, welche beide von Dot-

termaterial ausgefüllt sind. Wenn wir uns dasselbe ganz entfernt oder an Menge beschränkt denken, so kommen wir zu dem Ergebniss, dass die Räume, welche sich später zur Leibeshöhle und zum Darmrohr gestalten, lange Zeit mit einander zusammenhängen; dies wird besonders klar dadurch illustriert, dass ein Theil der Dotterzellen vom Darm aus in die Leibeshöhle ragt und in diese beim Verschluss der Communication aufgenommen wird (Taf. II Fig. 4, 5).

Eine zweite Folge äussert sich darin, dass ausserordentlich langsam das Darmdrüsenblatt den Charakter einer epithelialen Zellschicht annimmt, indem es ganz allmählich auf Kosten der Dotterzellen durch Aneinanderfügung von Zelle an Zelle wächst. Würden die Dotterablagerungen fehlen, so müsste das Darmdrüsenblatt gleich von Anfang an als ein Epithel vorhanden sein, und kann es nur fraglich sein, welche Anordnung dann das Darmdrüsenblatt wohl zeigen würde.

Da die ersten Zellen an den Enden des Darmfaserblatts auftreten, so hat die Annahme grosse Wahrscheinlichkeit für sich, dass das Darmdrüsenblatt ursprünglich eine directe Fortsetzung dieser Zellschicht war. Eine solche Annahme würde auch mit der früher hervorgehobenen Beobachtung übereinstimmen, dass die das Darmdrüsenblatt repräsentirenden Dotterzellen in den ersten Stadien der Gastrulaeinstülpung den zum Mesoblast werdenden Theil der Einstülpung ergänzen. Wir würden daher ursprüngliche Zustände erhalten, wenn wir uns die Zellschicht, welche wir in Taf. III Fig. 5 (*En*) zum ersten Male als Repräsentanten des Darmdrüsenblatts auftreten sehen, rings um den Dotter vervollständigt dächten. Das Bild, welches dann entstehen würde, haben wir in einem Schema (Figur 8) dargestellt. (Um die Vergleichung des Schema's und der Figur 5 zu erleichtern, haben wir einen Theil des Darmdrüsenblatts als aus Dotterzellen bestehend gezeichnet.) Wir sehen auf dem Schema, dass das Hautfaserblatt (*Me*²) jeder Seite in das Darmfaserblatt (*Me*¹) und dieses wiederum in das Darmdrüsenblatt (*En*) umbiegt.

Das aber ist im Wesentlichen die Anordnung und das Lageverhältniss der Keimblätter, wie wir es bei den Chaetognathen kennen gelernt haben. Da ausserdem Leibeshöhle und Darmcanal lange Zeit mit einander communiciren, so werden wir von zwei verschiedenen Seiten aus zu dem Resultat geführt, dass bei den Insekten die primitive Gastrulaeinstülpung sich durch Einfaltung in drei Theile sondert, einen medialen, den bleibenden Darm, und

zwei laterale, die Leibeshöhlensäcke. Die ersten Spuren der Einfaltung würden in der Entwicklungsgeschichte weit zurückzulegen sein. Denn schon kurz nach der Gastrulabildung tritt die umgeschlagene Zellschicht auf, welche die Anlage des Darmfaserblatts ist; von Anfang an zeigt dieselbe eine segmentale Anordnung, was damit zusammenhängt, dass die Gliederung bei den Arthropoden sehr frühzeitig bemerkbar wird.

Die Resultate, welche wir bei den Insekten erzielt haben, lassen sich unserer Ansicht nach auch auf die Arachniden und Myriapoden übertragen. Für erstere stützen wir uns auf die Untersuchungen Balfour's (111), welche gezeigt haben, wie gross die Aehnlichkeit in der Keimblattbildung bei Arachniden und Insekten ist. Auch hier finden wir eine Gastrulaeinstülpung, welche allein zum Mesoblast werden soll, und eine Masse Dotterzellen, in welchen der englische Forscher die Anlagen von Darm und Leber erblickt. Leider erfahren wir aber nicht, in welcher Weise sich die Dotterzellen in das Darmepithel umbilden.

Ueber die Myriapoden liegen nur die Beobachtungen von Metschnikoff (126, 127) und Stecker (128) vor. Ersterer hat den Verlauf der Entwicklung verfolgt, so weit es ohne Anwendung von Reagentien geht; seine Beschreibung macht es wahrscheinlich, dass die Bildung der Keimblätter im Wesentlichen nach demselben Princip erfolgt wie bei den Insekten. Ganz anders lauten die Angaben Stecker's, welche uns aber, obwohl auf Querschnitten basirend, keinen Vertrauen erweckenden Eindruck machen.

Ueber die Keimblattanlage der Crustaceen endlich mögen hier nur wenige Worte eingeschaltet werden, da wir keine Gelegenheit hatten, sie selbst zu untersuchen. Für die Decapoden lehren übereinstimmend die Beobachtungen von Bobretzky (114), Haeckel (162^a) und Mayer (124), dass die Gastrulaeinstülpung den Darm liefert; dabei tritt nur insofern eine Complication ein, als das Dottermaterial eine Zeit lang als eine acelluläre Masse zwischen Ektoblast und Entoblast im Centrum des Eies liegt und erst später von den Entoblastzellen aufgenommen, gleichsam aufgefressen wird. Die anfänglich unansehnliche, kleinzellige Gastrulaeinstülpung wird dadurch zu einer umfangreichen, von Cylinderzellen umgrenzten Blase. Der Mesoblast entsteht im Umkreis des Gastrulamundes als ein solider Zellenhaufen, der erst später in Darmfaserblatt und Hautfaserblatt zerfällt. Die Entwicklungsgeschichten der Crustaceen und Tracheaten ergänzen sich daher gewissermaassen, indem in der einen die Betheiligung der Gastrula-

einstülpung am Aufbau des Darms, in der anderen ihre Bedeutung für die Bildung des mittleren Keimblatts deutlicher zu erkennen ist. Der Grund zu der Verschiedenartigkeit ist wohl in dem wechselnden Verhalten des Dotters zu suchen, welcher bei den Insekten wie ein Ballast die Entfaltung des Darmdrüsenblatts behindert, während er bei den Crustaceen eine Zeit lang aus der Entwicklung ausgeschaltet wird und zwischen Ektoblast und Entoblast als eine zellenlose Masse liegt.

Nach der Art, wie sich ihre Keimblätter differenzieren, gehören die Arthropoden zu den Thieren, welche wir als Enterocoelier zusammengefasst haben. Dasselbe lehrt auch die Betrachtung der übrigen, zum Theil anatomischen, zum Theil entwicklungsgeschichtlichen Merkmale, deren Bedeutung für die aufgeworfenen Fragen um so mehr in den Vordergrund tritt, je mehr wir sie durch die einzelnen Thierabtheilungen hindurch verfolgen.

Alle Arthropoden besitzen eine geräumige Leibeshöhle, welche sich schon frühzeitig als ein zusammenhängender Raum zwischen dem Darm- und Hautfaserblatt bemerkbar macht. Wenn auch beim ausgebildeten Thier der Darm frei durch diesen Raum verläuft, so existirt doch in der Entwicklungsgeschichte ein Stadium, wo er mittelst eines dorsalen Mesenteriums an der Körperwand befestigt ist. Freilich ist die durch das Mesenterium bedingte unvollständige Trennung der Leibeshöhle in eine linke und rechte Hälfte nur von kurzem Bestand, indem sie schon während des embryonalen Lebens wieder verloren geht.

Die Körpermuskulatur zeigt den fibrillären Bau, insofern jede Muskelfaser ein Multiplum quergestreifter Fäserchen ist, zu einer Einheit verbunden durch das gemeinsame Sarkolemm; sie stammt ferner von dem Hautfaserblatt und somit indirect vom primären Entoblast ab. Ob es ferner wird möglich sein genetische Beziehungen zum Epithel der Leibeshöhle nachzuweisen, muss sehr zweifelhaft erscheinen. Denn gerade in der Anordnungsweise der Muskulatur bewahren die Arthropoden nicht im entferntesten so ursprüngliche Zustände, wie die meisten anderen Enterocoelier, z. B. selbst die niederen Wirbelthiere. Schon der *Peripatus capensis*, welcher wohl unter allen Arthropoden den gegliederten Würmern am nächsten steht, hat einen complicirten Muskelverlauf.

Endlich ist noch von Bedeutung die Entstehung der Geschlechtsorgane; schon ziemlich früh sind dieselben erkennbar als einzelne wenige Zellen, die im Mesoblast gelegen die übrigen Zellen desselben an Grösse wesentlich übertreffen und unter ihnen auch durch

ihre rundliche Gestalt auffallen. Sie drängen sich im Laufe der Entwicklung mehr und mehr zusammen und bilden einen anfänglich langgestreckten später ovalen Körper ganz dicht vor der Stelle, wo der Hinterdarm und der Mitteldarm zusammentreffen. Auf Querschnitten sieht man sie in dem Winkel, in welchem Hautfaserblatt und Darmfaserblatt zusammenstossen, in die Leibeshöhle vorspringen. Die grossen Urzellen der Geschlechtsorgane sind von kleinen epithelartigen Zellen auf ihrer Oberfläche überzogen und durch ähnliche Zellen auch von einander getrennt. Da anfänglich der Darm rinnenförmig ist und den dorsalen Verschluss vermissen lässt, liegen die Geschlechtsorgane der beiden Seiten weit aus einander; erst später, wenn Darmdrüsenblatt und Darmfaserblatt sich empor krümmen und von beiden Seiten dorsal zusammenwachsen, wandern auch die Geschlechtsorgane einander entgegen und nehmen ihren definitiven Platz dicht beiderseits der Mittellinie auf der Rückseite des Darms ein.

Auf frühen Stadien der Entwicklung zeigen somit die Geschlechtsorgane der Arthropoden noch nicht die röhrige Beschaffenheit, die ihnen später zukommt; sie sind durchaus solide Körper und gleichen hierin sowie auch in der Art der Entstehung ausserordentlich den ersten Anlagen, welche wir von den Ovarien der Chaetognathen kennen. Die Umbildung zu Röhren hängt mit der Entwicklung der Ausführwege zusammen, ein Punkt, auf den wir hier nicht weiter einzugehen brauchen.

II. Der Einfluss der verschiedenen Entwicklungsweise des Mesoderms auf den Charakter der Organe.

Der Versuch, die Mesodermbildung im gesammten Thierreich von allgemeinen Gesichtspunkten aus zu beurtheilen, hat uns dazu geführt, zwei grosse Gruppen aufzustellen, in welchen der für die Organisation so hochwichtige Vorgang sich in verschiedener Weise vollzieht. Ob die Gruppen überall richtig umgrenzt sind oder ob etwa einigen Abtheilungen, deren Bau und Entwicklung zur Zeit noch ungenügend bekannt sind, wie z. B. den Nematoden, eine andere Stellung wird anzuweisen sein, darüber möge die Entscheidung der Zukunft überlassen bleiben; das Gegebene kann ja nur als ein von einer bestimmten, allgemeinen Auffassung aus unternommener Versuch gelten, der im Einzelnen noch der Verbesse-

rung bedürfen wird. Uns kam es vor allen Dingen darauf an, die Berechtigung und Durchführbarkeit unserer Grundanschauungen im Grossen und Ganzen darzuthun und den Beweis zu führen, dass durch das gesammte Thierreich hindurch sich ein Gegensatz in der Mesodermbildung verfolgen lässt, ein Gegensatz, welcher alle späteren Entwicklungsstadien beeinflusst und sich im Bau und in der Entwicklung der wichtigsten Organsysteme widerspiegelt. Der zuletzt erwähnte Punkt, der Einfluss der Mesodermbildung auf den Charakter der Organe, wird uns noch klarer werden, wenn wir an die Betrachtung der einzelnen Thierabtheilungen nun auch eine Betrachtung der einzelnen Organsysteme anschliessen und dabei zeigen, wie fast ein jedes Organ an dem tief greifenden Gegensatz, welcher im Bau und in der Entwicklung zwischen Entero-coeliern und Pseudocoeliern besteht, seinen Antheil hat. Die Organsysteme, um welche es sich hierbei handelt, sind folgende: die Leibeshöhle und das Blutgefässsystem, die Geschlechtsorgane und die Excretionsorgane, die Muskulatur und das Nervensystem. Einige einleitende Worte über mesenchymatöse und epitheliale Gewebe mögen vorausgeschickt werden, um bestimmte Verschiedenheiten, welche fast überall wiederkehren, im Zusammenhang zu erläutern.

1. Epithel und Mesenchym.

An der elementaren Zusammensetzung des thierischen Körpers theilnehmen sich zwei verschiedene Gewebsformen, das Epithel und das Mesenchym, welche beide in einem ausgesprochenen Gegensatz zu einander stehen. Im Epithel sind die einzelnen Zellen unmittelbar fest zusammen gelagert und zu regelmässigen Schichten verbunden; im Mesenchym dagegen ist der Zusammenhang und die regelmässige Anordnung aufgehoben; die Zellen, welche ihre äussere Form nun verschiedenartiger gestalten können, sind für sich isolirt und durch mehr oder minder reichliche Inter-cellularsubstanz getrennt. Das Epithel dient hauptsächlich zur Begrenzung der Oberflächen des Körpers, während das Mesenchym sich mitten zwischen die Epithelschichten ergiesst und ihnen zur Verbindung und zur Stütze dient. Jenes ist die ursprüngliche Gewebsform, dieses aus ihm entstanden, indem einzelne Zellen sich von den übrigen losgelöst haben. Daher giebt es auch Thiere, welche im entwickelten Zustande weiter nichts als histologisch differenzirte Epithellamellen sind, wie unter den Coelenteraten die Hydroidpolypen und die Medusen, deren Ektoderm und Entoderm

durch eine einfache zellenfreie Stützlamelle getrennt werden, oder unter den Würmern die Chaetognathen und viele Nematoden, welchen ja gleichfalls in ihrem Körper jede Spur eines Bindegewebes fehlt. Nur sehr gering entwickelt ist endlich das Mesenchym bei den Anneliden.

Je nachdem in den einzelnen Thierabtheilungen die epithelialen oder die mesenchymatösen Gewebsformen überwiegen, wird ihre feinere Structur und selbst ihre gröbere Anatomie auch ein verändertes Aussehen gewinnen. Im Allgemeinen kann man hier sagen, dass bei den Thieren unserer ersten Abtheilung die mesenchymatöse Gewebsentwicklung in den Vordergrund tritt, die epitheliale dagegen bei den Enterocoeliern, bei welchen durch den Einfaltungsprocess des Entoblasts eine so ganz bedeutende Vergrößerung der epithelialen Körperoberfläche geschaffen wird. Zuweilen ist der hierdurch verursachte Gegensatz ein sehr auffälliger, wie zwischen Turbellarien, Plathelminthen, Mollusken einerseits und Chaetognathen, Anneliden, Nematoden andererseits. Doch kann der Gegensatz auch wieder dadurch mehr verwischt werden, dass bei den Enterocoeliern neben einer reichen epithelialen eine stark mesenchymatöse Gewebsentwicklung einhergeht, wie in den höheren Classen der Wirbelthiere.

Es scheint uns hier der Ort zu sein, mit einigen Worten auch auf die Art und Weise einzugehen, wie sich das Mesenchym in einzelnen Thierstämmen nach Ort und Zeit verschieden anlegt. In manchen Fällen erscheint es schon auf dem Blastulastadium. Bei den Seeigeln zum Beispiel wandern die Mesenchymkeime, noch ehe die Gastrula gebildet ist, aus dem Epithel an der Stelle, wo bald die Einstülpung erfolgt, in den Gallertkern aus (Taf. I Fig. 9). Bei *Alcyonium palmatum* entwickelt sich das Mesenchym nach den Angaben von Kowalevsky (7) auf dem Gastrulastadium vom Ektoblast aus. Zwei grosse dotterreiche Zellen, die links und rechts vom Urmund gelegen sind, geben ihm bei den Mollusken den Ursprung, wenn wir den Angaben von Rabl (68. 69) und Hatchesek (59) folgen, während Fol (53—57) sich hie und da Zellen aus dem Ektoblast abspalten lässt, nachdem die Gastrula gebildet ist. Die pelagischen Larven der Anneliden (Taf. I Fig. 6) zeigen frühzeitig ein Mesenchym, über dessen Genese aus dem Ektoblast oder Entoblast uns noch keine Beobachtungen vorzuliegen scheinen. Bei anderen Anneliden mit directer Entwicklung tritt es erst nach Bildung der beiden Mesoblaststreifen auf. Auch in der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere wird

es relativ spät angelegt, zu einer Zeit, wo schon parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts eingestülpt und sogar die Chorda schon vorhanden ist. Hier wandern die Mesenchymzellen, — wenigstens ist es so bei den Cyclostomen, Elasmobranchiern und Amphibien — aus dem Mesoblast in der Umgebung der Chorda aus, um welche sie eine Scheide formiren. Ob nun allein von hier aus das Mesenchym selbständig wachsend sich weiter ausbreitet und den ganzen Körper durchdringt, oder ob auch an anderen Orten sich Zellen aus dem epithelialen Verbande lösen und in eine Zwischensubstanz einwandern, ist vor der Hand nicht näher zu beantworten. Im Ganzen ist eben die Entwicklungsgeschichte dieses Gewebes noch zu wenig bekannt; nur so viel sehen wir, dass es in den einzelnen Thierstämmen 1. aus verschiedenen Keimblättern abstammt, (Coelenteraten, Echinodermen, Wirbelthiere) und 2. auf sehr verschiedenen Stadien der Entwicklung in die Erscheinung tritt. Einmal aber gebildet dringt es überall zwischen die Epithellamellen und die aus ihrer Differenzirung entstandenen Produkte ein, sie umhüllend, verbindend und stützend.

2. Das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle.

Bei unseren Betrachtungen haben wir Leibeshöhle und Blutgefässsystem in einem gemeinsamen Abschnitt zusammengefasst, weil sich über das gegenseitige Verhältniss beider Theile schon seit längerer Zeit auf vergleichend anatomischem Wege die weit verbreitete Anschauungsweise ausgebildet hat, dass beide auf eine gleiche Uranlage zurückführbar seien. In seinen Studien zur Gastraeatheorie (162 p. 42) äussert sich Haeckel hierüber folgendermaassen: „Wir haben bereits gezeigt, dass Blutgefässsystem und Coelom in untrennbarem Zusammenhang stehen, und dass die wahre Leibeshöhle oder das Coelom geradezu als der erste Anfang des Gefässsystems zu betrachten ist. Erst nach eingetretener Entwicklung des Darmfaserblattes bildete sich mit seiner Ablösung von dem anhaftenden Hautfaserblatt zwischen diesen beiden Muskelblättern eine Höhle, welche sich mit dem durch die Darmwand transsudirenden Chylus füllte. Das war das Coelom in seiner einfachsten Gestalt, und erst später hat sich dieses Haemochylusssystem oder primordiale Urblutsystem in zwei verschiedene Saftsysteme differenzirt, in das Lymphsystem und das eigentliche Blutsystem“.

Noch entschiedener findet sich dieser Ideengang in Lan-

kester's bekannter Schrift über die Keimblätter (168) ausgesprochen, nur mit dem allerdings sehr wichtigen Unterschied, dass der englische Forscher auch das Wassergefässsystem als einen hierher gehörigen Theil, ja sogar als den Ausgangspunkt für die Bildung des Coeloms und der Blutgefässe ansieht. „Die verschiedenen Gefäss- und Sinussysteme der Triploblastica“, heisst es, „können nicht angesehen werden als bedeutsame Differenzirungen, sondern sind vielmehr wenig modificirte oder gesonderte Theile eines und desselben Blutlymphhohlraumes“ (p. 334). „Ein Blutlymphgefässsystem tritt in seiner einfachsten Form bei den Plattwürmern auf, wo der Haupttheil der unter dem Namen Wassergefässsystem bekannten Canäle im Mesoderm als der Anfang des Blutlymphgefässsystems angesehen werden muss“. Die Canäle sind Aushöhlungen im mesodermalen Gewebe. „Solch eine Aushöhlung, weiter ausgedehnt und ausgeweitet, bildet schliesslich den perivisceralen Raum, den man bei manchen Nemertinen und bei allen Gephyreen, Echinodermen und Chaetopoden antrifft. Wenn Theile dieses Hohlraums von parallelen Theilen getrennt werden und mit den grösseren sinusartigen Räumen entweder communiciren oder nicht communiciren, so sind die Bedingungen gegeben für die weitere Umwandlung dieser primitiven Gefässbildung in distincte Blutgefässe, Lacunen und ein pericardiales Sinussystem, wie bei den Mollusken, oder in ein geschlossenes Gefässsystem, welches im Innern eines perivisceralen Sinus gelegen ist, wie bei den Chaetopoden, oder in geschlossene, Haemoglobin enthaltende, Organe einscheidende Gefässe, wie bei den Blutegeln, oder endlich in grosse sinuöse Hohlräume, welche mittelst eines Lymphgefässsystems in ein geschlossenes Blutgefässsystem einmünden, wie bei den Wirbelthieren“ (p. 332).

Auch später hat Lankester (170 p. 417) an der Idee eines gemeinsamen Ursprungs für Coelom und Blutgefässsystem festgehalten, als er einer damals zuerst sich weiter verbreitenden Anschauung folgend die Leibeshöhle für ein Divertikel des Urdarms erklärte. Für ihn blieb die Leibeshöhle „die genetische Quelle der Canäle und Hohlräume des Lymph- und Blutgefässsystems.“

Diese Ideengänge begegnen sich mit Anschauungen, welche vornehmlich durch His (165) angeregt auf dem Gebiete der Wirbelthieranatomie gepflegt worden sind und welche alle Hohlraumbildungen im Mesoderm des Wirbelthierkörpers unter einen einheitlichen Gesichtspunkt zu bringen suchen. Demnach würde die Pleuroperitonealhöhle, wie der Arachnoidealsack zum Lymphgefässsystem zu rechnen sein. Ihren Ausdruck fand diese Anschauungsweise in der

Einführung des gemeinsamen Namens „Endothel“ für die epithelialen Auskleidungen der Blutgefässe, Lymphgefässe und sinuösen Hohlräume.

Es wird nunmehr unsere Aufgabe sein, die Ansichten, über welche wir hier einen kurzen Ueberblick gegeben haben, auf ihre Verwerthbarkeit zu prüfen. Dabei wird sich ergeben, dass in ihnen unzweifelhaft richtige Gesichtspunkte enthalten sind, dass dieselben aber in der Verallgemeinerung, in welcher sie aufgestellt wurden, nicht aufrecht erhalten werden können. Denn in den beiden Abtheilungen der Enterocoelien und Pseudocoelien sind die Hohlräume der Leibeshöhle morphologisch keineswegs gleichwerthig und stehen daher auch in ganz verschiedenen Beziehungen zum Blutgefässsystem.

Bei unseren Erörterungen sehen wir von den Fällen ab, in denen eine sogenannte primäre Leibeshöhle im Sinne von Claus und Hatschek (102) vorliegt. Als primäre Leibeshöhle bezeichnet Claus (157) (p. 17) den Leibesraum, welcher „bei vielen, namentlich zahlreichen, wirbellosen Thieren zwischen Darmanlage und Körperhaut sehr frühzeitig auftritt, noch bevor die Zellenanlagen der zugehörigen Muskulatur gebildet sind, welcher dem innerhalb beider Zellenschichten der sogenannten Gastrula zurückgebliebenen Zwischenraum entspricht und somit seiner Entstehung nach in der Regel auf die Centralhöhle der Keimblase und demgemäss auf die Segmentationshöhle des sich klüftenden Dotters zurückzuführen ist“. Dieser „primären und als solche persistirenden Leibeshöhle gegenüber erscheint die Ablagerung eines Zwischenparenchyms als ein secundärer Process. Wird der Leibesraum durch dasselbe verdrängt, so erhalten wir die parenchymatösen Acoelomier, wird hingegen das zusammenhängende zellige Zwischengewebe oder das mittlere Keimblatt wiederum gespalten, so erscheint die secundäre Leibeshöhle oder Pleuroperitonealhöhle.“

Eine „primäre Leibeshöhle“, für welche Huxley und Lankester die Namen „Blastocoel“ und „Pseudoblastocoel“ anwenden, findet sich bei den Rotatorien und den Larven vieler Anneliden (Taf. I Fig. 6) und Mollusken (Taf. I Fig. 11), namentlich bei allen pelagischen Larven vom Trochophora- oder Trochosphaerotypus und bei den Larven der Echinodermen (Taf. I Fig. 10). In einem Theil dieser Fälle ist es ausserordentlich fraglich, ob überhaupt ein Hohlraum vorliegt, oder ob nicht vielmehr der Zwischenraum zwischen Darm und Haut von einer zarten durchsichtigen Gallerte, wie sie pelagischen Thieren eigenthümlich ist, ein-

genommen wird. Die endoprocten Bryozoen, welchen Hatschek (17) eine primäre Leibeshöhle zuschreibt, besitzen eine Gallertausfüllung zweifellos; auch bei den grossen Larven der Echinodermen kann man sich leicht von der Anwesenheit der dem Körper als Grundlage dienenden Gallerte überzeugen, während in anderen Fällen, wie z. B. bei den Larven des Echiurus in der That ein weiter Hohlraum in der gallertigen Grundsubstanz enthalten ist.

Aus diesen kurzen Bemerkungen geht schon hervor, wie wenig wir über das Wesen des Blastocoels oder der primären Leibeshöhle orientirt sind. Da es ausserdem gar nicht ausgemacht ist, ob zwischen dem Blastocoel und dem Schizocoel ein tiefgreifender Unterschied besteht — wir verweisen hier auf das, was wir über die Mollusken schon früher gesagt haben — so haben wir es für zweckmässiger gehalten, nur die Fälle in's Auge zu fassen, wo umschlossen von einem wohl entwickelten mesodermalen Grundgewebe ein weiter die Eingeweide umhüllender Hohlraum nachgewiesen werden kann. Hier haben wir nun zwei verschiedene Formen der Leibeshöhle zu unterscheiden, 1) die ächte Leibeshöhle der Wirbelthiere, Arthropoden, Gliederwürmer u. s. w. oder das Enterocoel und 2) das Pseudocoel oder das Schizocoel der Plathelminthen und Mollusken; beide werden wir nach Bau, Entwicklung und nach ihrem Verhältniss zum Blutgefässsystem näher charakterisiren.

Das Enterocoel ist genetisch ein Theil des Urdarms, von welchem es sich durch eine beiderseits, links und rechts, erfolgende Einfaltung der Darmwand ablöst; durch diese Entstehungsweise wird es in seiner Anordnung und in seinem definitiven Bau bestimmt. Erstens ist es eine ursprünglich paarige Bildung, ein Sack, welcher durch den Darm und das dorsale und das ventrale Mesenterium in eine linke und rechte Hälfte vollkommen geschieden wird; erst secundär fliessen beide Unterabtheilungen in einen einheitlichen Hohlraum zusammen, indem die Mesenterien eine theilweise oder gänzliche Rückbildung erfahren. Daher kömmt es, dass gerade die ursprünglichsten Formen die Zweitheilung der Leibeshöhle am klarsten zeigen, wie die Chaetognathen und Anneliden, während bei den Wirbelthieren das ventrale, bei den Arthropoden sogar beide Mesenterien verloren gegangen sind. Der primitiven Zweitheilung gegenüber sind alle übrigen Gliederungen der Leibeshöhle in getrennte Räume secundärer Natur, so die Sonderung in metamere Theile, welche bei den Anneliden durch die aus Faltung entstandenen Dissepimente herbeigeführt wird, oder der

Zerfall des Coeloms in die Pleural-, Peritoneal- und Pericardialhöhle bei den Wirbelthieren.

Zweitens ist das Enterocoel von Anfang an mit epithelialen Wandungen versehen, welche den Ausgangspunkt für eine sehr mannigfaltige Organbildung abgeben. Wie wir dies bei den einzelnen Organen noch näher besprechen werden, stammen die Geschlechtsorgane und die Muskeln von den Epithelzellen des Enterocoels ab, ferner alle Excretionsorgane, welche dem Typus der Segmentalorgane folgen, und die Wassergefäße, welche bei den Echinodermen und manchen Gephyreen zum Ausspritzen erectiler Organe, der Tentakeln und Saugfüßchen, benutzt werden. Auch später bleibt das Enterocoel von einem Epithel ausgekleidet, welches ab und zu theilweise oder in ganzer Ausdehnung mit Flimmern bedeckt, meistens aber zu einem dünnen Plattenepithel abgeflacht ist.

Während so das Enterocoel für die Organentwicklung von der allergrössten Bedeutung ist, steht es in keinen direkten Beziehungen zum Blutgefäßssystem, und wo solche vorliegen, wie bei den Arthropoden, sind dieselben offenbar secundärer Natur. Das Blutgefäßssystem ist in seiner Anwesenheit an die Existenz eines Mesenchyms geknüpft und wird daher bei allen mesenchymlosen Thieren vermisst. Da nun in der Gruppe der Enterocoelien die Bildung des bleibenden Mesenchyms meist von den Wandungen der Leibeshöhle ausgeht, ohne dass aber eine solche Differenzirung überall vorhanden zu sein braucht, so ergibt sich von selbst der durch zahlreiche vergleichend anatomische Thatsachen bewiesene Satz, dass die Leibeshöhle in der Reihe der Enterocoelien früher auftritt als das Blutgefäßssystem. Zum Beweis führen wir die Chaetognathen und Nematoden an, deren Körper, fast allein von Stützlamellen gefestigt, die Blutgefäße vollkommen vermissen lässt.

Auch ontogenetisch behauptet das Enterocoel seine Priorität. Bei den Wirbelthieren hat sich die „Spaltung“ des Mesoblasts in Darm- und Hautfaserblatt, welche zur Bildung der Leibeshöhle führt, längst vollzogen, ehe die ersten Gefäße im Darmfaserblatt des Dottersacks auftreten; und ebenso geht bei den Anneliden und Arthropoden die Leibeshöhle in ihrer Entwicklung den Gefäßen voraus.

Hierbei ist uns ferner wichtig, dass die Blutgefäße unabhängig von der Leibeshöhle entstehen, wie dies so ausserordentlich schön und überzeugend bei den Wirbelthieren zu erkennen ist. Wenn auch noch viel über die histologischen Details gestritten

wird, so ist doch das Eine klar, dass die Lymph- und Blutgefässe zuerst nur Lücken sind, welche sich in dem Mesenchym des stark verdickten Darmfaserblatts durch theilweise Verflüssigung des Gewebes und Umwandlung der Zellen zu Blutkörperchen gebildet haben. Die Communicationen, welche beim entwickelten Thier zwischen dem Coelom und den Lymphgefässen existiren, sind secundäre Bildungen. Morphologisch ist es daher unrichtig, die Leibeshöhle zu den grossen Lymphräumen zu rechnen, wie sie als Arachnoidealsack das Centralnervensystem umhüllen, den niederen Wirbelthieren noch völlig fehlen und auch bei den höheren relativ spät angelegt werden.

Weniger bestimmt können wir uns über das Verhältniss des Blutgefässsystems zur Leibeshöhle bei den Arthropoden äussern, wenn es auch wenig wahrscheinlich ist, dass die für die Wirbelthiere gewonnenen Anschauungen nicht auch für die Gliederthiere Geltung haben sollten. Genaue entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen liegen in der Literatur über diesen Gegenstand nicht vor; Balfour (111) hält es für wahrscheinlich, dass bei den Spinnen das Herz zunächst als ein solider Zellenstrang angelegt wird, der sich später aushöhlt, indem ein Theil der Zellen die Wandung des Herzens, ein anderer die in ihm enthaltenen Blutkörperchen liefert, wie dies ja auch bei den Wirbelthieren der Fall ist; aber aus seiner Darstellung lässt sich entnehmen, dass der Verfasser diesem Punkt wenig Beachtung geschenkt hat. Wir selbst sind bei unseren Untersuchungen noch zu keinem bestimmten Resultat gelangt. Und so würde es zur Zeit noch rathsam sein, bei der Erörterung der Beziehungen die vergleichende Anatomie in erster Linie zu berücksichtigen, wenn leider nicht auch der auf diesem Weg zu erhaltende Aufschluss unbefriedigend ausfiele. Wenn bei den Insekten Blutgefässe und Leibeshöhle mit einander communiciren, so kann daraus keineswegs gefolgert werden, dass beide genetisch zusammengehören, dass die Blutgefässe abgeschnürte Theile der Leibeshöhle sind. Denn das Blutgefässsystem ist bei den Insekten in Folge der Tracheenathmung hochgradig rückgebildet.

Auch bei den Crustaceen liessen sich Thatfachen zusammenstellen zu Gunsten der Ansicht, dass das Blutgefässsystem als ein Abkömmling der Leibeshöhle zu betrachten sei. Doch würde es mit der Beweiskraft dieser Thatfachen nicht besser bestellt sein, als bei den Tracheaten. Die niederen Krebse, bei denen die Leibeshöhle als ein grosser Blutsinus fungirt, sind kleine Thiere,

bei denen das Blutgefäßssystem ebenfalls rückgebildet ist, so dass vielfach sogar das Herz fehlt. Dass aber bei Thieren von geringer Körpergrösse die Blutgefässe überflüssig werden und sich rückbilden, dafür liefern ein lehrreiches Beispiel die Acariden, bei denen von dem reichen Blutgefäßssystem der übrigen Araneen auch nicht einmal das Herz erhalten geblieben ist. Auch haben die Untersuchungen der Neuzeit gezeigt, dass unsere Kenntnisse von der Beschaffenheit des Gefäßsystems bei niederen Crustaceen sehr ungenügend sind. Bei parasitischen Copepoden, bei denen man bisher nicht einmal ein Herz kannte, ist in jüngster Zeit von v. Beneden (113) und v. Heider (122) ein Blutgefäßssystem nachgewiesen worden. Heider beschreibt dasselbe als „ein weit ausgebreitetes System geschlossener Gefässe, welche in keiner unmittelbaren Verbindung mit den Räumen der Leibeshöhle stehen. Als Centralorgan findet sich kein Herz, sondern zwei bauchseitig unter und neben dem Darm verlaufende Längsgefässstämme, sowie ein über die Rückenseite verlaufender, über dem Darm und zwischen den paarigen Geschlechtsdrüsen gelagerter Längsstamm.“

Eine Lösung der uns beschäftigenden Frage ist übrigens nicht wohl möglich ohne Berücksichtigung der gegliederten Würmer, die wahrscheinlich doch die Stammformen der Arthropoden sind. Bei diesen ist das Gefäßsystem einfacher Natur, indem es nur aus Längsgefässen und Quergefässen besteht, aber es ist gegen die Leibeshöhle völlig abgeschlossen. Anatomisch gleicht es somit dem Gefässapparat der Copepoden und könnte ganz gut als ein Vorläufer desselben gelten. Entwicklungsgeschichtlich wissen wir durch Kowalevsky, dass die Gefässe bei *Lumbricus* aus Zellen hervorgehen, welche zwischen Darmdrüsenblatt und Darmfaserblatt liegen und von letzterem abstammen, was denn ganz an die Verhältnisse der Wirbelthiere erinnert.

Unsere Erörterungen führen demnach zu dem Resultat, dass die Leibeshöhle der Enterocoelien früher als das Blutgefäßssystem erscheint, dass das letztere sich unabhängig von ihr aus Spalten und Lücken des Mesenchyms entwickelt und dass die Anwesenheit von Communicationen zwischen beiden Hohlraumssystemen bei den Arthropoden erst secundär erworben wurde.

Das Alles hat keine Gültigkeit für die Pseudocoelien, unter denen wir die mit einem Blastocoel ausgestatteten Rotatorien und Bryozoen aus oben erörterten Gründen ausser Acht lassen

und uns nur auf die Plathelminthen und Mollusken beschränken wollen. Die niedrigsten dieser Formen, die Plathelminthen, haben überhaupt keinen ansehnlichen Hohlraum im Inneren des Körpers, wenn wir vom Darmcanal absehen. Immerhin beginnt bei den Plattwürmern sich eine sehr primitive Art Gefäßsystem, ein System von Spalträumen, bemerkbar zu machen, in denen der ernährende Gewebssaft zu circuliren vermag; bei einem Theil, den Nemertinen, kömmt es sogar zur Sonderung besonderer blutführender Canäle. Aehnlichen Zuständen begegnen wir bei den niedersten Mollusken, den Schnecken und Muscheln, doch ist hier insofern eine höhere Entwicklungsstufe erreicht, als ein Herz mit Vorkammern, welches sich eine Strecke weit in wohl geschlossene Gefäße fortsetzt, zur Anlage gelangt ist. Nach einiger Zeit öffnen sich die Gefäße in weite Sinus, welche namentlich im Umkreis der Eingeweide sehr ansehnlich sind und bei den Schnecken sich sogar zu einem einheitlichen Leibesraum vereinigen können. Ein besonderer Sinus, der Herzbeutel, umgiebt den Herzschlauch und fungirt zugleich als ein Sammelort für einen Theil des nach dem Herzen strömenden Blutes.

Bei den Cephalopoden endlich kommt es zu einer Trennung des Blutgefäßsystems von der Leibeshöhle, wobei letztere den Charakter eines weiten, die Eingeweide bergenden Raums annimmt; aber es lässt sich entwicklungsgeschichtlich beweisen, dass es sich hier nur um eine höhere Differenzirung der bei den niederen Mollusken beobachteten Verhältnisse handelt; denn Blutgefäßsystem und Leibeshöhle durchlaufen während des Embryonallebens ein Stadium, welches bei den übrigen Mollusken sich dauernd erhält; sie werden als ein System communicirender Spalträume angelegt und bilden sich erst allmählich aus dieser indifferenten Anlage hervor.

Für die Mollusken und die ihnen angeschlossenen Formen gilt daher die so weit verbreitete Ansicht, dass Leibeshöhle und Blutgefäßsystem mit einander nahe verwandt sind; von ihnen ist der Satz dann mit Unrecht auf die übrigen Thiere verallgemeinert worden, wobei man verschiedenartige Gebilde als einander gleichwerthig betrachtete. Will man die Vergleichen richtig ziehen, so muss man Leibeshöhle und Blutgefäßsystem der Mollusken dem Blut- und Lymphgefäßsystem der Wirbelthiere gegenüberstellen. Man kann dabei den Namen „Leibeshöhle“ für beide Fälle beibehalten, wenn man sich nur bewusst bleibt, dass hierdurch nur eine physiologische Gleichartigkeit ausgedrückt wird, dass dagegen zwei

morphologisch völlig verschiedene Bildungen vorliegen. Dem letzteren Gesichtspunkt kann man dadurch zu seinem Rechte verhelfen, dass man die Leibeshöhle das eine Mal als Enterocoel, das andere Mal als Schizocoel näher kennzeichnet.

Entsprechend seiner abweichenden Entwicklungsweise ist das Schizocoel auch anatomisch vom Enterocoel leicht zu unterscheiden. Ihm fehlt eine besondere epitheliale Auskleidung; es ist ein unregelmässiger Raum, an dessen Wand die Eingeweide zwar angewachsen sein können, ohne dass es jedoch zur Bildung eines dorsalen und ventralen Mesenteriums kömmt; es steht endlich in keiner engeren Beziehung zu den wichtigen Organsystemen, zu deren näherer Betrachtung wir uns im Folgenden wenden.

3. Die Geschlechtsorgane und das Excretionssystem.

Die Häufigkeit, mit welcher der vergleichende Anatom zwei in ihren Functionen verschiedene Systeme, die Geschlechts- und die Excretionsorgane, unter einander vereinigt findet, ist Veranlassung geworden, beide als Theile eines gemeinsamen Apparats unter dem Namen „Urogenitalsystem“ zusammenzufassen. In der That ist es auch nicht schwer, eine gewisse Aehnlichkeit in der Functionsweise beider Organe nachzuweisen und darin einen Grund zu ihrer Vereinigung zu erkennen. Beidesmal werden Stoffe erzeugt, welche für die weitere Entwicklung des Thierkörpers nicht mehr bestimmt sind und nach aussen geleitet werden müssen. Kein Wunder daher, dass die Excretionsorgane ausser den Excreten vielfach auch die Geschlechtsproducte aus dem Körper entfernen.

Indessen kann von einem Urogenitalsystem nur bei einem Theil der Thiere die Rede sein, indem bei einem anderen Theil die Vereinigung, welche eine solche Benennung rechtfertigen würde, ausgeblieben ist, und die Geschlechtsorgane ihre eigenen Ausführwege entwickelt haben. Die Wirbelthiere, gegliederten Würmer, Chaetognathen, Brachiopoden besitzen ein Urogenitalsystem, die Plattwürmer, Mollusken, Rotatorien dagegen getrennte Geschlechtsorgane und Nieren. Den Grund zu dieser Verschiedenheit haben wir darin zu suchen, dass das physiologische Moment nicht ausreicht, um eine Vereinigung anzubahnen, dass vielmehr noch weiter günstige anatomische Vorbedingungen gegeben sein müssen. Das ist aber nur bei den Enterocoeliern der Fall, bei denen Geschlechtsorgane und Excretionsorgane von einem gemeinsamen Mutterboden, dem Epithel der Leibeshöhle, abstammen; nur bei

ihnen sehen wir daher in der Mehrzahl der Fälle — die Ausnahmen werden wir noch besonders besprechen — eine Vereinigung vollzogen, welche bei allen Pseudocoeliern unterblieben ist.

Wir haben hier im Allgemeinen auf einen fundamentalen Unterschied zwischen den Enterocoeliern und den Pseudocoeliern in der Beschaffenheit des Urogenitalsystems aufmerksam gemacht und werden diesen Gedanken jetzt weiter durchführen, indem wir zuerst Bau und Entwicklung der Geschlechtsorgane und darauf der Excretionsorgane in beiden Abtheilungen einander gegenüberstellen.

Die Geschlechtsorgane der Enterocoelien entstehen aus dem Epithel der Leibeshöhle, wie dies für die Mehrzahl der Formen sicher bewiesen und für die übrigen nach Analogie wahrscheinlich ist. In der ganzen Abtheilung der Anneliden, denen sich auch die Gephyreen anschliessen, liegen die Geschlechtsproducte bis zu ihrer Reife im Epithel der Leibeshöhle, um sich dann loszulösen und in die Leibeshöhle selbst zu gerathen. Da die Oligochaeten und Hirudineen offenbar nur umgewandelte polychaete Anneliden sind, so werden sie auch in dieser Hinsicht sich mit ihnen gleich verhalten; in der That möchte es auch nicht schwer fallen, die Geschlechtsbläschen in beiden Abtheilungen als abgekapselte Theile der Leibeshöhle hinzustellen.

Bei den Wirbelthieren sind die ersten Anlagen der Keimproducte in den Ureiern gegeben; diese liegen bei männlichen und weiblichen Embryonen im Keimepithel, welches seinerseits nichts ist, als ein Theil des Peritonealepithels. Das gleiche Verhalten haben wir auch für die Arthropoden aufgefunden. Die Geschlechtsorgane im fertigen Zustand sind hier langgestreckte Röhren, welche nach Aussen münden und durch ihren Bau einen ektodermalen Ursprung so sehr wahrscheinlich machen, dass in der That auch Balfour (111) sich kürzlich für eine solche Entstehungsweise ausgesprochen hat, wenn auch nur in bedingter Form. Aber auch hier lässt sich der Zusammenhang mit grossen, im Peritonealepithel gelegenen Zellen nachweisen, welche als Ureier bezeichnet werden können. Von den Arthropoden wiederum ist der Rückschluss auf die Rundwürmer gestattet. Nicht allein sind die Geschlechtsorgane dieser Thiere Röhren, die an ihrem blindgeschlossenen fadenartig ausgezogenen Ende ein Keimepithel bergen und hierin ausserordentlich mit den Genitalröhren der Insekten übereinstimmen, sondern die Uebereinstimmung erstreckt sich auch auf die Entwicklungsweise. Die jüngsten Stadien der Geschlechtsorgane sind durch Claus (78) und Leuckart (81) bei verschie-

denen Nematoden bekannt geworden und sind geschlossene ovale und solide Körper. „Die kleine und helle Geschlechtsanlage liegt ungefähr in der Mitte des Chylusdarms auf der ventralen Innenfläche der Körperwände und hat im Längsschnitt eine fast bohnenförmige Gestalt. Sie misst nur selten über 0,018 Mm und hat bis auf einen oder einige wenige darin eingeschlossene Kerne „ein völlig homogenes Aussehen“. „Bei den männlichen Thieren wächst nun dieser Zellenhaufen in einen spindelförmigen Schlauch aus, der sich besonders nach hinten zu verlängert und schliesslich mit dem Mastdarm in Verbindung tritt. Dieselbe Formveränderung geht mit der Genitalanlage der Weibchen in denjenigen Fällen vor sich, in denen die Schläuche symmetrisch in der Körperwand angebracht sind.“ Wie bei den Insekten sind somit die Geschlechtsorgane bei den Nematoden ursprünglich solide, in der Leibeshöhle liegende Körper, später nach Aussen mündende Röhren.

In der Entwicklungsweise der Geschlechtsorgane gleichen die Enterocoelien dem Gesagten zufolge den Actinien, weil beidesmal in letzter Instanz das Epithel des Urdarms die Keimlager erzeugt, weil ferner die Keimlager in die Divertikel des Urdarms zu liegen kommen, welche bei den Actinien mit dem Darm im Zusammenhang bleiben, bei den Enterocoeliern sich zur Leibeshöhle abschnüren. Dagegen unterscheiden sie sich von den Pseudocoeliern, bei denen schon durch den Mangel des Enterocoels eine verschiedene Entwicklungsweise den Geschlechtsorganen vorgeschrieben ist.

Aus welchen Keimblättern die Geschlechtsorgane der Pseudocoelien stammen, ist leider bisher noch in keinem Falle mit Sicherheit bewiesen. Die gewöhnlichen Angaben lauten, dass Zellengruppen des Mesenchyms durch Theilung und Wachsthum die Eier und Spermatozoen liefern. In diesem Sinne haben sich Hatschek (17) für *Pedicellina*, Rabl (69) für die Mollusken, Hoffmann (41) und Kennel (45) für die Nemertinen ausgesprochen. Indessen sind auch Stimmen laut geworden, welche die Geschlechtsorgane auf die Epithelien der beiden primitiven Keimblätter zurückführen. Im Anschluss an v. Beneden (1) lässt Hallez (30) bei den Turbellarien die Eier vom Entoblast, die Spermatozoen vom Ektoblast abstammen; für die Mollusken hat Fol eine Zeit lang dieselbe Ansicht behauptet. — Wenn wir nun auch durch zahlreiche Analogien dazu berechtigt sind, eine verschiedene Entstehung der Eier und Spermatozoen auszuschliessen, so wäre es doch immer möglich, dass die beiden letztgenannten Forscher mit der Annahme eines epithelialen Ursprungs Recht hätten. Im All-

gemeinen würde dies zu unseren anderweitigen Erfahrungen passen, da ausser bei den Spongien (F. E. Schulze 10) bisher noch nirgends eine mesenchymatöse Anlage der Geschlechtszellen beobachtet worden ist.

Während bei den Enterocoeliern besondere Ausführgänge der Geschlechtsorgane nur den Arthropoden und den Nematoden zukommen und in allen übrigen Fällen durch die sogleich noch genauer zu besprechenden Segmentalorgane ersetzt werden, sind bei den Pseudocoeliern stets Ausführwege vorhanden, welche sich sogar meist durch eine äusserst complicirte Beschaffenheit auszeichnen; sie sind die Sammelcanäle, in welche die einzelnen Schläuche der Geschlechtsdrüsen einmünden.

Was nun zweitens die Excretionsorgane anlangt, so folgen dieselben bei den Enterocoeliern dem gemeinsamen Typus der Segmentalorgane. In ihren einfachsten Formen, bei den Chaetognathen, sind sie Durchbrechungen der Leibeswand, welche Communicationen der Leibeshöhle nach aussen bedingen und nicht unpassend schon öfters mit den Poren im Mauerblatt der Actinien und am Ringcanal der Medusen verglichen worden sind (93). In vervollkommneter Gestalt treten sie uns bei den Anneliden und Brachiopoden entgegen als gewundene Canäle, welche in der Leibeshöhle mit einem Wimpertrichter beginnen, die Muskelwand durchbohren und einzeln nach Aussen münden. Aus ähnlichen Anlagen entwickelt sich die Niere der Wirbelthiere, wenn auch die Verbindung mit der Leibeshöhle nur noch bei den niedersten Formen besteht und ein weiterer wichtiger Unterschied dadurch herbeigeführt wird, dass alle segmentalen Gänge sich mittelst eines gemeinsamen Ausführungsgangs nach Aussen öffnen. Bei den Arthropoden sind typische Segmentalorgane nur beim Peripatus (112) erhalten, bei allen übrigen Tracheaten rückgebildet und durch Excretionsorgane von ganz anderer morphologischer Bedeutung, zu meist durch die Malpighi'schen Gefässe, ersetzt. Für ihre einstmalige Existenz bei den Crustaceen liegen ebenfalls Anzeigen vor, indem es als sehr wahrscheinlich angesehen werden muss, dass die in homodynamer Reihe auftretenden Schalen- und Antennendrüsen die letzten stark modificirten Reste einer Reihe von Segmentalorganen sind (Claus 116), (Grobbe 119. 120). Ob endlich auch die Excretionsorgane der Nematoden zu den hier behandelten Organen gehören, lässt sich bei der ungenügenden Kenntniss, welche wir von ihrem Bau und ihrer Entwicklung besitzen, nicht entscheiden; dass sie nur in einem Paar vorhanden sind, würde zwar

nicht in Betracht kommen, da ja die Segmentalorgane sich aus einfachen, nicht metamer angeordneten Organen entwickelt haben müssen, dagegen ist es wichtig, dass bisher noch keine Verbindungen mit der Leibeshöhle beobachtet worden sind.

Ueber die Entwicklung der Segmentalorgane liegen sichere Beobachtungen nur für die Wirbelthiere vor und zeigen, dass ihre Drüsengänge vom Epithel der Leibeshöhle in ähnlicher Weise abstammen, wie Drüsen vom Epithel des Darmes oder von der Epidermis, indem sie als solide, später sich aushöhlende Zellstränge in das unterliegende Gewebe wuchern. Ähnliches hat Kowalevsky (105) bei Anneliden beobachtet. „Die jüngsten Segmentalorgane“, heisst es in der Entwicklungsgeschichte des Lumbricus, „zeigen einen kleinen Haufen von Zellen, welche auf der kaum gebildeten vorderen Wand jedes Dissepiments aufsitzen und frei in die Höhle des Segments hineinragen; wenn man diesen Haufen genauer und bei stärkerer Vergrösserung mustert, so genügt es, um in demselben eine Ausstülpung der hinteren Wand des Dissepiments und in dieser schon ein schwach ausgesprochenes Lumen zu erkennen“. Der Verwerthbarkeit dieser Angaben thut aber die Darstellung Hatschek's (102) Abbruch, welcher die Segmentalorgane der Anneliden als Zellenreihen auftreten lässt, welche unabhängig von der Leibeshöhle zwischen ihr und der Körperoberfläche liegen, nach unserer Definition somit dem Mesenchym angehören und erst secundär sich mit der Leibeshöhle verbinden. Die Entwicklung der Schalendrüse der Daphniden aus dem Mesoblast wurde neuerdings von Grobben (119) beobachtet, jedoch nicht genau genug, um die Frage zu entscheiden, ob sie in Beziehung zur Leibeshöhle steht oder nicht.

Da wir uns bei der Erörterung der Beobachtungen auf einem unsicheren Boden bewegen, so haben wir ein Recht auf Analogieen grösseres Gewicht zu legen und dem entsprechend bei der Frage nach dem Ursprung der Segmentalorgane die an Wirbelthieren gewonnene sichere Erfahrung als Ausgangspunkt zu benutzen. Das würde uns aber bestimmen bei allen Enterocoeliern die Segmentalorgane vom Epithel der Leibeshöhle abzuleiten.

So sind in der Beschaffenheit der Segmentalorgane zwei Momente gegeben, welche eine Vereinigung mit dem Geschlechtsapparat begünstigen; erstens sind sie nach der Leibeshöhle zu geöffnet, welche ursprünglich jedenfalls zur Aufnahme der Geschlechtsprodukte dient,

wie es bei den Actinien die Radialkammern thun, zweitens entwickeln sie sich aus demselben Epithel, wie die Geschlechtsorgane.

Von den Segmentalorganen wurden neuerdings die Excretionsorgane der Plattwürmer, Rotatorien und Mollusken, d. h. der Pseudocoelien auf Grund anatomischer Verschiedenheiten von Fraipont (27) als Gebilde von differenter morphologischer Bedeutung getrennt. Allein die Verschiedenheiten sind weder in die Augen springend noch sind sie durchgreifend. Bei den ersten beiden Gruppen stellen die Organe ein verästeltes, aus starken Hauptästen und schwachen anastomosirenden Nebenzweigen bestehendes Gefäßsystem vor, dessen Enden mit flimmern den Oeffnungen versehen sind und mit den Spalten des Mesenchyms, den Anfängen des Schizocoels, communiciren. Aber der Charakter der Verästelung gilt nicht für die Nieren der Mollusken, welche, — sowohl die embryonalen Vornieren als auch die bleibenden Nieren —, einfache mit der Leibeshöhle, resp. dem Herzbeutel, zusammenhängende Gänge sind. Gleichwohl glauben wir nicht, dass Fraipont Unrecht daran gethan hat, einen Unterschied zwischen beiden Formen der Segmentalorgane festzustellen, wenn wir auch diese Idee in anderer Weise begründen. Die Excretionsorgane entstehen nämlich keinesfalls aus dem Epithel der Leibeshöhle, da ein solches überhaupt fehlt; entweder sind sie Einstülpungen des Ektoblasts, wie dies Fol (57) und Bütschli (51) für die Mollusken behaupten, oder sie sind Differenzirungen des Mesenchyms, wie es Rabl (69) und Hatschek (59) annehmen, und gehen aus Zellenreihen hervor, welche erst später der Länge nach sich zu einem Canal aushöhlen. In beiden Fällen würden sie in anderer Weise gebildet werden als die Segmentalorgane der Enterocoelien; ihre Verbindungen mit der Leibeshöhle und dem Gefäßsystem würden secundärer Natur sein, ganz abgesehen davon, dass diese Verbindungen mit den Wimpertrichtern der Segmentalorgane nicht auf gleiche Stufe gestellt werden könnten, da Enterocoel und Schizocoel nicht homolog sind.

Für eine Unterscheidung der beiden Formen der Excretionsorgane sprechen endlich noch zwei Momente, von denen das eine von Fraipont ebenfalls schon geltend gemacht worden ist. Bei manchen Anneliden kommen beide Excretionsorgane zugleich und neben einander vor; die Larven haben die sogenannte Kopfniere, welche in ihrer Verästelung und im Besitz der Flimmerläppchen an die Nieren der Plattwürmer und Rotatorien erinnert; sie geht zwar später

als ein Larvenorgan verloren; ehe aber dies noch eingetreten ist, bilden sich unabhängig von ihr die Segmentalorgane im gegliederten Rumpfe der Larve aus, um später allein zu functioniren. Zweitens stehen die Excretionsorgane niemals mit den Geschlechtsorganen in Verbindung, was bei den Enterocoeliern die Regel ist. Es erklärt sich dies daraus, dass beide Theile weder anatomisch noch entwicklungsgeschichtlich in gemeinsamer Weise mit der Leibeshöhle verknüpft sind.

Zum Schluss stellen wir noch einmal kurz die Gegensätze einander gegenüber, welche zwischen Enterocoeliern und Schizocoeliern im Bereich des Urogenitalsystems hervorzuheben sind. Bei den Enterocoeliern entwickeln sich Excretions- und Geschlechtsorgane vom Epithel der Leibeshöhle aus und stehen mit der letzteren stets anfänglich, vielfach sogar dauernd in Verbindung; daher stammt die Neigung, welche in der ganzen Gruppe beobachtet wird, einen Theil der Excretionsorgane zu Ausführgewegen der Geschlechtsorgane umzuwandeln. Bei den Pseudocoeliern haben beide Organsysteme räumlich gesonderte Anlagen, deren Abstammung noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist. Mit dem Schizocoel unterhalten die Geschlechtsorgane gar keine Beziehungen, die Excretionsorgane dagegen stehen mit ihm nur in secundärer Verbindung, daher bleiben beide Organsysteme stets völlig unabhängig von einander.

4. Die Muskulatur.

Den Gegensatz in der Beschaffenheit und der Entwicklungsweise der Muskeln können wir kurz als den Gegensatz der epithelialen und mesenchymatösen Muskeln bezeichnen. Die epithelialen Muskeln sind charakteristisch für die Thiere mit einem Enterocoel, die mesenchymatösen dagegen können zwar bei diesen auch vorkommen, wie wir dies sogleich noch näher erläutern werden, treten aber dann hinter den epithelialen Muskeln zurück; sie bilden dagegen das ausschliessliche Muskelement bei den Pseudocoeliern, welche entweder überhaupt keine Leibeshöhle oder doch nur ein Schizocoel besitzen.

Unter epithelialen Muskeln verstehen wir Muskeln, welche ursprünglich von Epithelflächen ausgeschieden worden sind, wie

dies am schönsten bei den Medusen und Actinien zu verfolgen ist. Bei den Bilaterien ist die myogene Fläche die epitheliale Auskleidung der Bauchhöhle und zwar wohl ausnahmslos das parietale Blatt. Die Epithelzellen erzeugen an ihrer Basis Muskelfibrillen, welche bald von grosser Feinheit wie bei den Chaetognathen, bald derber wie bei den Nematoden, stets in parallelen Lagen angeordnet sind. Vielfach ist nur eine longitudinale Lage vorhanden (Chaetognathen), noch häufiger jedoch gesellt sich zu ihr eine zweite circuläre Lage; die Bildung gekreuzter Muskellagen von demselben Epithel aus hat gleichfalls ihr Analogon unter den Zoophyten bei den Siphonophoren und Medusen. Bei vielen Medusen scheidet sogar dieselbe Zellschicht Muskelfasern verschiedener Structur aus, so dass bei *Geryonia* z. B. das subumbrellare Epithel zu den nie fehlenden, circulären, quergestreiften Muskeln noch radiale Stränge glatter Muskelfasern hinzufügt.

Von Enterocoeliern, bei denen die Muskelfasern in einer glatten Lage ausgebreitet sind, können wir nur wenige Beispiele anführen. Ausser dem *Protodrilus Leukartii* sind es noch einige Nematoden, wie z. B. *Ascaris acuminata* (Schneider). Dagegen tritt die beschriebene Anordnung sehr häufig während der Entwicklung auf, bei den Larven der Chaetognathen (O. Hertwig) (93) und Polygordien (Hatschek) (102), bei den Embryonen der ächten Anneliden (Hatschek (102) und Kleinenberg) u. s. w. In allen diesen Fällen geht sie einer höheren Entwicklungsform voraus, indem sich die anfänglich glatte Fibrillenlamelle einfaltet und Muskelblätter liefert, welche wie die Blätter eines Buches parallel neben einander liegen. Der Einfaltungsprocess kann sich wiederholen, so dass auf den Hauptblättern secundäre Muskelblätter aufsitzen und dann die gefiederte Anordnung der Muskelfibrillen hervorrufen, welche wir durch Claparède (100) vom Regenwurm kennen.

Bei den Wirbelthieren endlich erreicht die epitheliale Muskulatur zwei weitere Differenzierungsstufen in dem sogenannten Muskelkästchen und im Fibrillenbündel, welche beide nicht mehr einer Epithelfläche angehören, sondern im Mesenchym eingeschlossen sind. Hier sind zahlreiche Fibrillen unter einander vereinigt und erzeugen gemeinsam mit den Muskelkörperchen, den myogenen Zellen, eine neue Einheit, welche anfänglich direct in das Mesenchym eingebettet ist, bei fortschreitender Entwicklung aber von einer besonderen Umhüllung, dem Sarkolemm, umgeben wird. Die Beziehungen zum Epithel sind in beiden Fällen beim ausge-

bildeten Thiere nicht mehr erkennbar, sie können aber noch nachgewiesen werden, wenn man in der Weise, wie wir es bei Tritonen und Petromyzonten gethan haben, auf frühe Stadien der Ontogenese zurückgreift; dabei ergeben sich dann im Princip die gleichen Verhältnisse, welche wir zuerst bei den Coelenteraten beobachtet haben, wo ebenfalls Bündel epithelialer Fibrillen secundär vom Mesenchym umwachsen werden.

Mit den Wirbelthieren stimmen die Arthropoden überein, indem ihre Muskulatur sich aus Fibrillenbündeln, welche von einem Sarkolemm umschlossen sind, zusammensetzt. Dadurch wird auch hier eine Abstammung vom Epithel der Leibeshöhle wahrscheinlich, obwohl wir noch keine beweisenden Beobachtungen für diese Vermuthung beibringen können.

Der Ueberblick, welchen wir über die verschiedenen Formen des epithelialen Muskelgewebes gegeben haben, lässt uns als das einfachste Element desselben die Muskelfibrille erkennen. Es ist dabei für die morphologische Auffassung vollkommen gleichgültig, ob die Muskelfibrille quergestreift ist, wie bei den Wirbelthieren und Arthropoden, oder glatt, wie bei den meisten Würmern. Schon seit langem hat ja die vergleichende Untersuchung des Muskelgewebes zu dem Resultat geführt, dass es sich bei dieser Unterscheidung nur um verschiedene Entwicklungsstufen der contractilen Substanz handelt, welche nicht durch morphologische, sondern einzig und allein durch physiologische Verhältnisse bestimmt werden. Das Einzelthier des Hydroidenstöckchens hat glatte Muskelfibrillen, wenn es als träger Hydroidpolyp am Stöckchen sitzen bleibt; es erhält dagegen quergestreifte Fibrillen, wenn es sich als behende Meduse zu einem frei beweglichen Dasein ablöst. Die Muskeln des Tentakelapparats der Ctenophoren sind für gewöhnlich glatt, und nur an den Seitenfäden von Euplocamis, welche sich ganz besonders kräftig zusammenziehen können, sind sie quer gestreift; und so liessen sich noch zahlreiche andere Beispiele als Illustrationen des ausgesprochenen Satzes zusammenstellen.

Die grosse Mannigfaltigkeit, welche das epitheliale Muskelgewebe in seiner Erscheinungsweise bekundet, wird nur durch die verschiedene Combination seiner Elementartheile bedingt. Diesen Gesichtspunkt müssen wir fest im Auge behalten, wenn wir bei einer Vergleichung überall die gleichwerthigen Theile einander gegenüberstellen wollen. Bisher ist das nicht geschehen, wie wir denn fast in allen Arbeiten sehen können, dass die Muskelfibrille

einer Meduse oder eines Wurmes dem Fibrillenbündel der Wirbelthiere und Arthropoden verglichen worden ist. Im Allgemeinen muss es als ein wichtiges Merkmal des epithelialen Muskelgewebes angesehen werden, dass seine Elementartheile, die Fibrillen, niemals einzeln, sondern stets zu höhern Einheiten combinirt auftreten. Als solche höhere Einheiten haben wir die Muskellamelle, das Muskelblatt und das Muskelprimitivbündel kennen gelernt. Ueberall kommt die Fibrille nicht als Einzelgebilde, sondern nur als Theil eines Ganzen zur Geltung.

Wenn wir von der Structur und der Entwicklungsweise absehen, so ist das epitheliale Muskelgewebe drittens noch durch die grosse Regelmässigkeit, mit welcher seine Fasern im Körper verlaufen, gekennzeichnet. Die Theile eines Muskels oder einer Muskellamelle sind einander genau parallel und werden nicht durch anderweitig gerichtete Fasern durchkreuzt. Sie sind stets von Anfang an in einer übersichtlichen und einfachen Weise angeordnet und werden erst bei fortschreitender Differenzirung mehr durch einander geworfen. Bei den niederen Würmern finden wir nur eine Ring- und eine Längsfaserschicht; bei dem Amphioxus und den Cyclostomen ist vorwiegend die letztere ausgebildet, die erstere dagegen rudimentär. Aus der Längsfaserschicht sind wahrscheinlich die complicirten Muskelsysteme der übrigen Wirbelthiere im Anschluss an das Auftreten von Extremitäten entstanden. Wie einfache Muskellagen sich zu verschiedenen verlaufenden Muskelgruppen differenziren können, dafür liefern uns die Actinien interessante Beispiele, da bei ihnen die Längsfasern der Septen durch Einfaltung Muskelschichten mit einer abweichenden Faserrichtung erzeugen (3). Aehnliche Vorgänge mögen vielleicht auch bei den Wirbelthieren thätig gewesen sein. Mag aber auch die Anordnung der Muskulatur sich noch so sehr compliciren, stets bleibt doch der Grundcharakter der epithelialen Muskulatur, die parallelfaserige Beschaffenheit des Einzelmuskels, gewahrt.

Während epitheliale Muskeln bei den Pseudocoeliern fehlen, da diese nicht mit den myoblastischen Epithelschichten eines Entero-coels ausgestattet sind, können mesenchymatöse Muskeln in beiden Abtheilungen vorkommen, wie ja auch das Mesenchym nicht auf eine derselben beschränkt ist. Doch ist immerhin ein Unterschied vorhanden. Bei den Pseudocoeliern sind die mesenchymatösen Muskeln die einzigen contractilen Elemente und vermitteln daher allein die Körperbewegungen; bei den Entero-coeliern dagegen treten sie in den Fällen, wo sie beobachtet wer-

den, mehr ergänzend zur reichlich entwickelten Körpermuskulatur hinzu; dadurch wird ihnen von Anfang an eine untergeordnete Rolle im Organismus angewiesen. Sie dienen gleichsam zur Aus-hülfe, werden dazu verwandt, Organe, welche ursprünglich der contractilen Elemente entbehrten, mit solchen zu versorgen, und so sehen wir sie überall die Functionen der unwillkürlichen oder organischen Muskeln erfüllen.

Nach dieser kurzen Vorbemerkung werden wir die mesenchymatösen Muskeln von denselben Gesichtspunkten aus betrachten, wie wir es im Obigen mit dem Epithelmuskelgewebe gethan haben. Wir werden dabei nach einander ihre Entwicklungsweise, ihren Bau und ihre Anordnung in's Auge fassen.

In allen Fällen, wo mesenchymatöse Muskelfasern beobachtet werden, entweder in der Körpermuskulatur der Plattwürmer, Mollusken, Rotatorien und Bryozoen oder in den Geweben der Annelidenlarven oder endlich in den Darmwandungen der Arthropoden und Wirbelthiere, schliessen sie sich in ihrer Entwicklung an die Zellen der Binde-substanz an; sie sind kurzweg als besonders differenzirte Zellen der Binde-substanz anzusehen. Am längsten ist dieser Entwicklungsprocess von den Ctenophoren bekannt; über die Mollusken und Bryozoen haben wir nähere Nachricht durch Fol, Bütschli, Hatschek u. A., welche verfolgen konnten, dass einzelne Zellen, welche zwischen Ektoblast und Entoblast liegen, zu Fasern auswachsen und sich mehr oder minder vollständig in Muskelsubstanz umwandeln. Fol vermuthet zwar, dass die myogenen Zellen direct vom Ektoblast abstammen, doch thut er dies, da er keine Beobachtungen dafür giebt, wohl vorwiegend auf Grund der damals weit verbreiteten, in der Neuzeit als irrig erkannten All-gemeinvorstellung, dass das äussere Keimblatt die Matrix der Muskulatur sei. Alle neueren Untersuchungen weisen dagegen auf das Bestimmteste darauf hin, dass die Muskeln den schon frühzeitig bei Mollusken angelegten Mesenchymkeimen angehören. Für uns ist übrigens diese Frage von untergeordneter Bedeutung, da keinenfalls der für uns wichtigste Punkt in Zweifel gezogen werden kann, dass die Zellen, mögen sie stammen, woher sie wollen, als amöboide indifferente Zellen zwischen den beiden primären Keimblättern liegen und von anderweitigen Elementen nicht zu unterscheiden sind, bevor sie zu Muskelfasern werden. Das gleiche Resultat ist von Bütschli (39), Kennel (45) und Hallez (30) bei den Plattwürmern gewonnen worden.

Während der Entwicklung ist es nicht möglich, eine Grenze

zu ziehen, wann eine Bidesubstanzzelle anfängt eine Muskelzelle zu sein. Dies setzt sich aber vielfach auch auf die Zustände der erwachsenen Thiere fort, namentlich in den Fällen, wo das mesenchymatöse Gewebe überhaupt auf einer niederen Stufe der Ausbildung verharret. So ist es bekanntlich auf dem Gebiet der Gewebelehre vieler Wirbelthierorgane ein in's Endlose sich fortspinnender Streit, ob gewisse Elemente muskulös sind oder dem Bindegewebe angehören. His (165) und viele Andere haben daher eine scharfe Grenze zwischen Bidesubstanz- und Muskelzelle in Abrede gestellt, und Flemming (158) hat diesen Gedanken in der Neuzeit näher erläutert, indem er die Elemente der Harnblase der Salamandrinen einer genauen Untersuchung unterwarf und den ganz allmählichen Uebergang von ächten Muskelzellen zu ächten Bidesubstanzzellen durch Abbildung zahlreicher Zwischenformen demonstrirte.

Aus ihren genetischen Beziehungen zur vielgestaltigen Bidesubstanzzelle erklärt sich die Formenmannigfaltigkeit, in welcher die mesenchymatösen Muskelfasern auftreten. Ihre häufigste Gestalt ist eine mehr oder minder in die Länge gezogene Spindel, wie sie uns die contractile Faserzelle oder die glatte Muskelfaser der Wirbelthiere zeigt; desgleichen gehören hierher als vortreffliche Beispiele die Muskeln der Cephalopoden und der meisten Mollusken. Seltener hat sich der verästelte Charakter der meisten Bidesubstanzzellen auf die Muskelfaser vererbt oder, richtiger gesagt, bei ihr erhalten. Im Allgemeinen finden sich verästelte Formen bei niedriger organisirten Thieren, was jedoch nicht ausschliesst, dass sie auch bei hoch organisirten Crustaceen (an den Leberschläuchen der Malakostraken (Taf. III Fig. 9) vorkommen. Am schönsten sind sie bei den Larven nicht allein der Mollusken (Taf. III Fig. 3), sondern auch vieler Würmer (Taf. I Fig. 6); bei den Mollusken werden sie vielfach in die bleibenden Organismen mit hinübergenommen, wie denn namentlich die Pteropoden mit ganz wundervoll verästelten Muskeln ausgestattet sind. Letztere sind ausserdem noch häufig bei Planarien, Rotatorien und Bryozoen.

In der Art der Verästelung kommen Verschiedenheiten insofern vor, als entweder die Faser überall und nach allen Richtungen hin oder nur an den Enden in Ausläufer ausstrahlt. Im letzteren Falle herrscht häufig eine grosse Regelmässigkeit, indem die Faser sich an beiden Enden dichotomisch gabelt und so sich schliesslich in zahlreiche, feinste Endzweige auflöst.

Weitere histologische Unterschiede werden durch das Verhalten der contractilen Substanz herbeigeführt, besonders durch ihre Anordnung und Structur. Zuweilen, wie bei den Planarien, werden wir an das Verhältniss der epithelialen Muskeln erinnert, indem die contractile Substanz nur einseitig ausgeschieden wird, so dass das Muskelkörperchen der Faser äusserlich aufsitzt, wie angeklebt; allein das ist selten im Verhältniss zu den zahllosen Fällen, wo die Zelle sich allseitig mit einem Mantel von contractiler Substanz umgiebt. Bleibt von der Bildungszelle viel erhalten, so durchsetzt ihr Protoplasma als Axen- oder Marksubstanz die ganze Faser; wird sie zum grössten Theil aufgebraucht, so bleibt nur der Kern mit wenig Protoplasma übrig und nimmt die breiteste Stelle der Faser ein.

Unser Begriff der mesenchymatösen Muskelfaser fällt gemeiniglich mit dem Begriff der glatten Muskelfaser der Histologen zusammen, ohne sich jedoch vollkommen mit ihm zu decken. Denn wenn auch der Regel nach die mesenchymatösen Muskeln aus homogener contractiler Substanz bestehen, so giebt es doch Ausnahmen, wenn auch spärliche. Quergestreifte, verästelte Faserzellen umhüllen nach Weber (130) die Lebergänge vieler Crustaceen (Taf. III Fig. 9); quergestreifte, spindelige und anderweitig geformte Zellen bilden das Herz vieler Thiere; und unter den Körpermuskeln finden sich quergestreifte bei Rotatorien (Leydig, Möbius) und Bryozoen (Nitsche). Der Umstand, dass gelegentlich die contractilen Faserzellen wie die Primitivbündel der Arthropoden und Wirbelthiere quergestreift sein können, hat wesentlich dazu beigetragen, eine scharfe histologische Unterscheidung der beiden Typen des Muskelgewebes zu verhindern. Die Histologen kamen immer wieder von Neuem auf die Ansicht zurück, dass die quergestreiften Faserzellen, welche z. B. auch das Herz der Wirbelthiere bilden, vollkommene Uebergänge zwischen den glatten Faserzellen und den quergestreiften Fibrillenbündeln seien. Man verfiel hier in denselben Fehler, welcher auch sonst so häufig bei der Betrachtung der thierischen Organisation gemacht wird, dass man nicht zwischen dem morphologischen Charakter und dem Grad der physiologischen Vervollkommenung unterschied. Wir nehmen daher Veranlassung, die unterscheidenden, histologischen Merkmale zwischen epithelialen und mesenchymatösen Muskeln hier besonders zu betonen, und möchten dabei namentlich auf zwei Merkmale aufmerksam machen, die zwar nicht immer gleich deutlich aus-

geprägt sind, bei deren Berücksichtigung man aber im Wesentlichen mit seinem Urtheil richtig geleitet werden möchte.

Bei den mesenchymatösen Muskelfasern bleibt mehr oder minder der Charakter der Einzelzelle bewahrt, weshalb denn auch der Ausdruck „contractile Faserzellen“ für sie gut gewählt ist. Gewöhnlich besitzen sie nur einen oder zwei Kerne, welche entweder äusserlich der contractilen Substanz angefügt oder in ihr Inneres eingebettet sind. Ab und zu erfährt die Anzahl der Kerne eine Vermehrung in derselben Weise wie es bei den Ctenophoren stets der Fall ist, so dass durch die langgezogene Muskelfaser sich ein vielkerniger protoplasmatischer Axenstrang hinzieht. Wahrscheinlich kommen solche Fälle auch bei den Bilaterien, obschon, soweit wir die Literatur kennen, im Allgemeinen nur selten vor. Dagegen ist es bei dem epithelialen Muskelgewebe die Regel, dass die einzelnen Zellen für sich keine Rolle spielen, sondern sich mit den benachbarten dicht anschliessenden Zellen zu gemeinsamer Thätigkeit vereinen, wie dies bei den Muskellamellen, Muskelblättern und Fibrillenbündeln beobachtet wird. Freilich müssen wir hinzusetzen, dass die Regel Ausnahmen erfahren kann; so sind z. B. bei den Nematoden die Muskelfibrillen nach Zellterritorien von Anfang an getrennt, und auch die Fibrillenbündel der Wirbelthiere, obwohl später vielkernig, entwickeln sich aus einer einzigen Zelle. Als Ausgangspunkt der Muskelbildung würde sich auch hier wie bei den Ctenophoren nur eine einfache Zelle ergeben, welche beim Wachsthum zu einer vielkernigen Zelle geworden ist.

Zweitens lassen sich die mesenchymatösen Muskelfasern nicht in Fibrillen auflösen, welche der eigentliche Elementartheil der epithelialen Muskeln sind. Man muss sich hüten eine feine Längstreifung der Muskelsubstanz ohne Weiteres als den Ausdruck einer fibrillären Structur anzusehen; hierzu ist man nur berechtigt, wenn es leicht gelingt, die Fibrillen zu isoliren oder entwicklungs geschichtlich zu beweisen, dass die Muskelfaser durch Aneinanderfügung einzelner Fibrillen entstanden ist. Einen derartigen doppelten Nachweis kann man für die fibrillären Muskeln der Arthropoden und Wirbelthiere führen, nicht aber für die Muskeln der Pseudocoelien, nicht einmal für die feinstreifigen und durch ansehnliche Stärke ausgezeichneten Muskelfasern der Ctenophoren, welche ganz sicher nicht fibrillär sind. Vielleicht wird jedoch auch hier die Allgemeingiltigkeit der Regel durch vereinzelte Ausnahmen eingeschränkt. In seltenen Fällen, wie bei dem Schliess-

•

muskel vieler Muscheln scheint in der That ein Zerfall der contractilen Substanz in Fibrillen zu erfolgen, was wir dann mit Schwalbe (172) als eine secundäre Erscheinung, als eine Weiterbildung der contractilen Substanz betrachten möchten, im Gegensatz zu den Fibrillenbündeln, deren fibrilläre Structur in ihrer Entwicklungsweise tief begründet ist.

In der Anordnung der mesenchymatösen Muskeln herrscht gewöhnlich eine grosse Regellosigkeit, namentlich sind bei allen niederen Thieren und Larvenformen die Fasern in den verschiedensten Richtungen durch einander gekreuzt, und wenn sie in grossen Mengen im Parenchym auftreten, unter einander verfilzt. Dieses Sichkreuzen und Durcheinanderflechten der Muskelfasern fällt sofort als ein gemeinsamer, sehr hervorstechender Charakterzug in die Augen, wenn man Querschnitte durch den Körper von Plattwürmern (Taf. I Fig. 1) und Mollusken (Taf. III Fig. 10) oder durch die Eingeweide (das Herz, die Darmwandung, die Muskelmasse des Uterus) von Wirbelthieren durchmustert. Auch ist es leicht verständlich, dass die mesenchymatösen Muskeln ihrer ganzen Entwicklungsweise zu Folge zu einer derartigen wirren Lagerung hineigen, da ihre Bildungszellen von Anfang regellos zerstreut und nirgends wie die Epithelzellen durch Vereinigung zu Schichten in bestimmter Weise geordnet sind. Natürlich handelt es sich hier um Erscheinungen, welche durch die Eigenthümlichkeiten des Gewebes nur im Allgemeinen begünstigt werden und nicht nothwendig auftreten müssen. Daher sehen wir denn namentlich bei den höher organisirten Pseudocoeliern sich aus dem contractilen Parenchym Muskeln mit parallelfaseriger Anordnung der Elemente heraus differenziren.

Versuche, die verschiedenen Formen des Muskelgewebes innerhalb des gesammten Thierreichs auf eine oder einige wenige Grundformen zurückzuführen, sind schon mehrfach gemacht worden, ohne dass dabei eine Uebereinstimmung erlangt worden wäre. Für uns hat nur einer derselben, welcher von Weismann herrührt, grösseres Interesse, weil er Resultate ergeben hat, welche in vielen Punkten mit den hier dargestellten übereinstimmen. Wie wir so hat auch Weismann (173) zwei Typen des Muskelgewebes aufgestellt, den Typus der contractilen Zelle und den Typus des Primitivbündels. „Nach dem einen setzen sich die Muskeln aus Zellen zusammen, nach dem anderen bestehen sie aus besonderen Organen, den Primitivbündeln.“ „Die Muskelzelle hat in ihrem Kern ein einziges Centrum, während ein Primitivbündel,

mag es entstanden sein, auf welche Weise es wolle, stets eine Vielheit von Kernen enthält.“ Zwar können auch in der Muskelzelle ab und zu mehr (2—3) Kerne auftreten, doch „liegen solche mehrfache Kerne in der Zelle dicht beisammen, während sie im Primitivbündel weit umher gestreut sind.“ Einen zweiten Unterschied erblickt Weismann in der Anordnungsweise. „Die Primitivbündel haben ihre Ansatzpunkte mit den Ansatzpunkten ihres Muskels gemein, ein jedes von ihnen geht von Sehne zu Sehne; die Muskelzellen sind kürzer als der Muskel und die Muskellage, welche aus ihnen sich zusammensetzt; sie fügen sich in der bekannten Weise dachziegelförmig zusammen, und es müssen stets mehrere sich aneinanderreihen, um von einem Ende des Muskels zum anderen zu reichen. Auch können hier Muskellagen sich wechselseitig durchkreuzen, während Primitivbündel stets mehr oder weniger parallel neben einander liegen.“

Das sind wohl, möglichst mit des Verfassers eigenen Worten dargestellt, die wichtigsten Merkmale, da in der Genese Weismann keine durchgreifenden Verschiedenheiten hat nachweisen können. Ueber die Vertheilung der beiden Formen des Muskelgewebes auf die Hauptabtheilungen des Thierreichs werden folgende Mittheilungen gemacht. „Die Muskulatur der Coelenteraten, Echinodermen, Würmer und Mollusken besteht ganz allgemein aus einfachen Zellen, während bei Arthropoden und Wirbelthieren besondere complicirte Gebilde, die Primitivbündel, die Muskeln zusammensetzen, Gebilde, welche in ihrer definitiven Structur unter einander zwar sehr ähnlich, in ihrer Genese aber, und also in ihrem histologischen Werth, sehr verschieden sind. Bei den Wirbelthieren findet sich zugleich auch die nach dem Zellentypus gebaute Muskulatur vertreten, den Arthropoden mangelt sie gänzlich. Allein also die Wirbelthiere und zwar alle Classen derselben besitzen Muskeln nach beiden Gewebstypen, den Arthropoden mangelt gänzlich der Zellentypus, den übrigen Classen ebenso vollkommen der Typus des Primitivbündels.“

Bei einer Beurtheilung der Weismann'schen Anschauungen müssen wir berücksichtigen, dass sie vor einem Zeitraum von beinahe 20 Jahren niedergeschrieben worden sind, also zu einer Zeit, wo die Kenntnisse von der Muskulatur der Wirbellosen ausserordentlich viel unvollständiger waren als jetzt, wo sogar bei den Wirbelthieren die Frage nach dem Verhältniss von Muskelkörperchen und Muskelsubstanz kürzlich erst auf's Neue zu einem Gegenstand lebhaftester Controverse geworden war. Damals wurde

die Praeexistenz der Fibrillen im Fibrillenbündel angezweifelt, man kannte noch nicht die Beziehungen der Muskelfibrillen zu den Epithelzellen bei Coelenteraten und vielen Würmern; auch war es unbekannt, dass Muskelfibrillen sich secundär zu Primitivbündeln vereinigen können, wie dies bei vielen Coelenteraten mit Sicherheit erweislich ist. Daraus erklärt sich zum Theil, dass die Unterscheidung zweier Muskeltypen, so berechtigt sie auch an und für sich ist, bei Weismann eine Form angenommen hat, in welcher sie zweifellos unhaltbar ist. Die verschiedene Kernzahl ist durchaus kein unterscheidendes Merkmal, da z. B. die contractilen Zellen der Ctenophoren eine sehr grosse Zahl von Kernen enthalten können; und auch die betonten Unterschiede in der Anordnung sind zwar objectiv berechtigt, sie würden aber nicht zutreffend sein, wenn wir uns auf den Standpunkt Weismann's stellen. Denn die Muskelfasern der Medusen, Actinien und Anneliden verlaufen einander genau parallel, sind bei letzteren ganz ansehnlich lang und können sich denen der Arthropoden vollkommen ebenbürtig an die Seite setzen; sie erstrecken sich durch mehrere Segmente hindurch, während doch schon die Länge von Septum zu Septum gemessen ausreichen würde, um ihre Anordnung der Anordnung der Primitivbündel vergleichbar zu machen. Auf der anderen Seite ist als ein sehr wichtiger, auch heute noch vollkommen giltiger Gesichtspunkt aus der Arbeit hervorzuheben, dass Weismann von der Beschaffenheit der contractilen Substanz ganz absieht und es besonders betont, dass sowohl Muskelzelle als auch Primitivbündel quergestreift sein können.

Die von Weismann befürwortete Eintheilung der Muskulatur hat keinen durchgreifenden Erfolg errungen; ein Theil der Histologen war der Ansicht, dass überhaupt alle contractilen Elemente nach demselben Princip gebaut seien, wobei die Einzelnen bald das Fibrillenbündel nur als eine vergrösserte contractile Zelle ansahen, bald umgekehrt in der contractilen Zelle die Elemente des Primitivbündels, die Fibrillen, nachzuweisen suchten. Andere wieder, und zwar die Mehrzahl der Forscher, gaben zwar die Unterschiede zu, behaupteten aber, dass die beiden Formen des Muskelgewebes durch vielerlei Uebergangsformen unter einander verbunden seien. Diesen Gesichtspunkt hat Schwalbe (172) durch zahlreiche Beobachtungen über die Muskulatur der Wirbellosen und Ratzel (106) speciell durch Untersuchung der Würmer zu stützen versucht. Beide begründen ihre Ansicht ausserdem noch durch den Hinweis, dass nach den Lehren des Darwinismus Thierform aus

Thierform hervorgegangen sei und dass man daher auch keinen scharfen Gegensatz in den Gewebsformen annehmen könne. Hierbei liessen sie freilich ausser Acht, dass functionell verwandte Gewebsformen sich nicht nothwendig aus einander entwickeln müssen, sondern dass sie auch in divergenten Thierreihen selbständig entstehen können.

5. Das Nervensystem.

Wie an allen Organsystemen, die wir bisher betrachtet haben, so ist auch am Nervensystem der Pseudocoelier und der Entero-coelier ein Gegensatz nachweisbar, der sich sowohl in der Beschaffenheit der Centralorgane als auch in der Vertheilung der peripheren Nerven äussert.

Bei den Enterocoeliern sind die Centralorgane epitheliale Bildungen, indem sie sich aus dem Ektoderm entwickeln. Am schönsten zeigt sich dies in den niederen Abtheilungen, in welchen die einzelnen Ganglienknotten die ursprüngliche Lage in ihrem Mutterboden beibehalten, wie bei den Chaetognathen und vielen niederen Anneliden. Aber auch dann, wenn das Centralorgan auf einer höheren Stufe der morphologischen Entwicklung anlangt, sich vom Mutterboden ablöst und in das Mesoderm eingebettet wird, giebt sich sein ektodermaler Ursprung immer noch leicht zu erkennen. Es bildet eine compacte, gegen andere Gewebstheile abgegrenzte Masse, selbst noch in den Fällen, wo secundär Blutgefässe, von Bindesubstanz begleitet, in sein Inneres hineinwachsen, wie beim Gehirn und Rückenmark der höheren Wirbelthiere.

Bei den Pseudocoeliern scheinen die Centralorgane keinen einheitlichen Ursprung zu haben, sondern sich theils aus epithelialen, theils aus mesenchymatösen Zellen hervorzubilden. Wenigstens möchten wir dies für die Turbellarien, Plathelminthen und Mollusken behaupten, gestützt auf entwicklungsgeschichtliche und vergleichend anatomische Befunde. Wie uns die Entwicklungsgeschichte lehrt, treten mit Ausnahme der Scheitelplatte nirgends Verdickungen im Ektoblast auf, vielmehr machen sich die Anlagen der einzelnen Ganglienknotten durch Anhäufung von Zellen im Mesenchym bemerkbar. Die Scheitelplatte allein ist bei den Mollusken als ektodermaler Bestandtheil am Aufbau des oberen Schlundganglions betheiligt. Ferner macht uns die vergleichende Anatomie mit sehr ursprünglichen Formen des Nervensystems, die im Mesenchym gelegen sind, bei Turbellarien und Trematoden bekannt.

Hier zeigen die Centralorgane noch einen so diffusen Charakter, sind so wenig von ihrer Umgebung abgegrenzt und von Bestandtheilen des Mesenchyms, von Bindegewebe und einzelnen Muskelfasern, nach verschiedenen Richtungen so vollständig durchwachsen, dass man mit grosser Wahrscheinlichkeit eine ektodermale Herkunft in Abrede stellen kann.

Wenn wir endlich auch von einem Gegensatz im peripheren Nervensystem gesprochen haben, so können wir dies nur in einer hypothetischen Form thun. Ist doch bei wirbellosen Thieren von der Vertheilung sensibler und motorischer Nerven so gut wie gar nichts bekannt! Bei den Enterocoeliern nun möchten wir vermuthen, dass eine von der Keimblätterbildung abhängige Sonderung des peripheren Nervensystems in einen sensiblen und einen motorischen Abschnitt besteht, und dass der eine sich im Anschluss an die Sinnesorgane aus dem Ektoblast, der andere sich im Anschluss an die animale Muskulatur aus dem parietalen Mesoblast entwickelt hat. Diese Hypothese gründet sich auf Befunde bei den Chaetognathen und bei den Wirbelthieren, sowie auf die Allgemeinvorstellung, welche wir über die Genese des Neuromuskelsystems schon in früheren Schriften vorgetragen haben. Bei den Chaetognathen konnten wir ektodermale sensible und mesodermale im Kopf gelegene motorische Ganglienknotten, einen ektodermalen sensiblen Nervenplexus und mesodermale motorische Nerven nachweisen. Bei den Wirbelthieren entspringen sensible und motorische Wurzeln getrennt aus dem Rückenmark, woraus wir für jene auf einen ektoblastischen, für diese auf einen mesoblastischen Ursprung schliessen möchten. Für die sensiblen Ganglienknotten ist nun auch ihre Herkunft aus dem Ektoblast sicher gestellt, sowie auch mehrere Embryologen einzelne sensible Nerven (*Nervus lateralis vagi*) als Verdickung im Ektoblast entstehen lassen; über die Genese der motorischen Nerven dagegen fehlen noch sichere Beobachtungen, welche für unsere Ansicht verwerthbar wären. Sollte unsere Hypothese sich durch weitere Untersuchungen bestätigen, so würde dadurch eine morphologische Erklärung für den Bell'schen Lehrsatz gegeben sein.

Bei den Pseudocoeliern ist eine derartige vollkommen gesetzmässige Sonderung in sensible und motorische Nerven nach der Entwicklung des gesammten Systems und nach der Anlage ihrer Keimblätter nicht zu erwarten.

III. Zur Systematik der Bilaterien.

Seitdem durch Fritz Müller und E. Haeckel die Auffassung, dass die Ontogenese eines Thieres in kurzen Zügen die Phylogenese seiner Vorfahren recapitulire, zu einer — man kann jetzt wohl sagen — allgemeingiltigen erhoben worden ist, seitdem man ferner auf Grund der Descendenztheorie sich daran gewöhnt hat, das System als den kurzen Ausdruck der phylogenetischen Verwandtschaft der Thiere zu betrachten, ist in der Morphologie das Bestreben in den Vordergrund getreten, das System des Thierreichs vorwiegend auf entwicklungsgeschichtlicher Basis zu begründen. Zwar wurde hiermit kein neuer Gesichtspunkt in die Zoologie hineingetragen, da schon früher v. Baer die auf vergleichend anatomischem Wege ausgebildete Typenlehre vergleichend entwicklungsgeschichtlich weiter begründet hatte. Auch waren im Einzelnen, z. B. bei der Trennung von Amphibien und Reptilien, bei der Einverleibung der Cirrhipeden in den Stamm der Crustaceen, vergleichend entwicklungsgeschichtliche Ergebnisse maassgebend gewesen. Indessen zu keiner Zeit ist der embryologische Gesichtspunkt so sehr in den Vordergrund gestellt und mit solcher Ausschliesslichkeit zur Geltung gebracht worden, wie in den zwei letzten Jahrzehnten; zu keiner Zeit hat die Idee „einer embryologischen Classification des Thierreichs“ so sehr die zoologische Literatur beherrscht wie jetzt.

Von verschiedenen Seiten ist es schon mit Recht hervorgehoben worden, dass es sich bei der embryologischen Classification des Thierreichs um eine grosse Einseitigkeit handelt, und wie jede Einseitigkeit, so hat auch die vorliegende eine lebhafte Reaction hervorgerufen, welche freilich nicht immer das Maass einer berechtigten Kritik einzuhalten vermochte und im Bestreben, die Irrthümer der entgegenstehenden Richtung aufzudecken, auch die richtigen Gesichtspunkte derselben befandete. So wurde denn in Abrede gestellt, dass überhaupt den entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen jene durch das gesammte Thierreich zu verfolgende Gesetzmässigkeit zukomme, ohne welche eine systematische Verwerthung unmöglich sei. Die Lagerung der Zellmassen im Keim werde allein bestimmt durch die Lagerung der fertigen Organe, zu deren Bildung sie verwerthet werden sollen; es sei daher wohl möglich, dass selbst in verwandten Abtheilungen die Keimblätter

eine verschiedene Bedeutung haben möchten, dass z. B. der sonst aus dem Entoblast stammende Darm unter Umständen einmal von dem Ektoblast geliefert werden möchte.

Indem man so der Entwicklungsgeschichte eine untergeordnete Bedeutung für das Verständniss der Formen anwies, legte man allen Nachdruck auf die vergleichende Anatomie. Der embryologischen Classification wurde die vergleichend anatomische gegenüber gestellt und mit gleicher Bestimmtheit und gleicher Einseitigkeit als die allein berechnete vertheidigt.

Es bedarf nur weniger Worte um zu zeigen, wie unzeitgemäss der Streit ist, dessen Verlauf wir hier kurz skizzirt haben. Denn der ganze Entwicklungsgang der modernen Morphologie drängt darauf hin, die thierische Organisation nach allen Richtungen hin zu durchforschen und von den verschiedensten Gesichtspunkten aus zu betrachten, um so auf mehreren Wegen zu einheitlichen Auffassungen zu gelangen. Schon jetzt können wir sagen, dass die Entwicklungsweise der Organe auf ihren morphologischen Charakter, auf die Art ihres Zusammenhangs, ja sogar in mehr oder minder auffälliger Weise auf die Beschaffenheit ihrer Gewebe einen nachhaltigen Einfluss ausübt. Unsere Aufgabe ist es, die hierin sich ausdrückenden innigen Beziehungen im Einzelnen nachzuweisen und in ihrer Bedeutung zu würdigen. Je mehr wir uns der Lösung dieser Aufgabe nähern, um so mehr werden die Schwierigkeiten schwinden, welche so häufig noch bei einer gleichmässigen Verwerthung ontogenetischer und anatomischer Beobachtungen uns entgegentreten. Wenn die Anatomie und die Entwicklungsgeschichte uns scheinbar zu widersprechenden Resultaten führen, so ist das nur ein Zeichen ungenügender Kenntniss oder unrichtiger Beurtheilung der anatomischen oder entwicklungsge-schichtlichen Thatsachen.

Eine Auffassung, wie wir sie hier ausgesprochen haben, lässt sich allerdings nicht im Einzelnen beweisen, sondern nur allmählich mehr und mehr befestigen durch Vergrösserung des Beobachtungsmaterials, für welches sie Geltung besitzt. Dazu glauben wir durch die vorliegende Schrift einen weiteren Beitrag geliefert zu haben; denn als ihr Endergebniss können wir den Nachweis ansehen, dass die Betrachtung eines der wichtigsten ontogenetischen Vorgänge im Thierreich, der Mesodermbildung, zu denselben morphologischen und systematischen Resultaten führt, wie die Betrachtung der Gesamtorganisation, des Baues der Organe und ihrer Gewebe, und dass diese Uebereinstimmung ferner begründet

ist auf dem nothwendigen Zusammenhang, der zwischen Entwicklung und Organisation besteht. Wie wir jetzt noch in Kurzem erläutern wollen, führt die Berücksichtigung der verschiedenen Arten der Mesodermbildung zu einer durchaus naturgemässen systematischen Anordnung der Thierformen, welche auch in der Anatomie eine feste Stütze findet.

Nach Maassgabe der Art, in welcher sich die mittlere Körperschicht anlegt, zerfallen die Bilaterien in zwei grosse Hauptabtheilungen, die Pseudocoelier und die Enterocoelier. Zu den ersteren gehört der Stamm der Mollusken und ein Theil der Würmer, bestehend aus den Bryozoen, Rotatorien und Plattwürmern; zu den letzteren rechnen wir die übrigen Würmer, nämlich die Nematoden, Chaetognathen, Brachiopoden, Anneliden (inclusive der rückgebildeten Formen der Gephyreen), die Enteropneusten und wahrscheinlich auch die Tunicaten, ausserdem noch die Stämme der Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten. Die Veränderungen, welche hierdurch im System bedingt werden würden, sind nur in zwei Punkten von grösserer Bedeutung. 1. Der Stamm der Würmer würde in zwei Stämme aufgelöst werden, die Scoleciden und die Coelhelminthen. 2. Die Stämme der Bilaterien würden nicht ohne Weiteres aneinander gereiht, sondern zu zwei grossen Gruppen vereinigt werden.

Beides sind Veränderungen, die sich durch die Untersuchung der Neuzeit im Allgemeinen als nothwendig herausgestellt haben. Denn es giebt wohl wenig Zoologen, welche nicht in dem Stamme der Würmer eine Art systematische Rumpelkammer erblicken möchten, in welcher Alles, was nicht in anderen Stämmen naturgemäss untergebracht werden konnte, seinen Platz fand; und ebensowenig wird bezweifelt werden, dass die Verwandtschaft zwischen den einzelnen Stämmen eine verschiedenartige ist. Es kann daher nur fraglich sein, ob die Art, in welcher wir die Umgruppierung vorgenommen haben, das Rechte getroffen hat; um dies zu entscheiden, wollen wir hier noch die wichtigsten Instanzen, welche dafür und dagegen sprechen, gegen einander abwägen.

Die anatomische Verwandtschaft, welche zwischen den Gliedern einer jeden der beiden Gruppen obwaltet, haben wir schon besprochen und dabei gezeigt, wie sie im Wesentlichen eine Folge der besonderen Form der Mesodermentwicklung ist. Wir haben daher nur nöthig die wichtigsten Punkte in übersichtlicher Weise zusammenzustellen, zunächst für die Enterocoelier.

1. Alle Enterocoelier besitzen eine von Epithel ausgekleidete

Leibeshöhle, welche früher als das Blutgefässsystem und unabhängig von demselben entsteht als ein von Anfang an paariger, später meist einheitlicher Hohlraum, durch welchen der Darm gewöhnlich an einem Mesenterium suspendirt verläuft.

2. Das Blutlymphgefässsystem ist ein System von Spalten und Röhren, welche sich in dem Mesenchym des Körpers ausbilden, ursprünglich gegen die Leibeshöhle geschlossen sind und erst secundär mit derselben bei Arthropoden und vielen Gephyreen in Verbindung treten.

3. Die Geschlechtsorgane stammen vom Epithel der Leibeshöhle ab; sie behalten diese Lagerung unverändert bei (Anneliden und Gephyreen, Brachiopoden, Chaetognathen) oder gerathen in das unterliegende Gewebe, von wo sie bei der Reife in die Leibeshöhle entleert werden (die meisten Wirbelthiere), oder sie verbinden sich mit anderweitig entstandenen Ausführgängen und erzeugen mit denselben röhrlige Drüsen. Als Ausführgänge dienen in den meisten Fällen die Excretionsorgane, welche ebenfalls Differenzirungen des Coelomepithels sind. Die Excretionsorgane sind ursprünglich segmental angeordnet und communiciren durch die Wimpertrichter mit der Leibeshöhle.

4. Die Körpermuskeln sind von Primitivfibrillen gebildet, welche in verschiedenster Weise unter einander zu weiteren Einheiten, zu Muskellamellen, Muskelblättern, Muskelprimitivbündeln, vereinigt sind und genetisch wahrscheinlich vom Epithel der Leibeshöhle abstammen. Sie zeichnen sich beim fertigen Thier durch die Regelmässigkeit ihrer Anordnung aus, indem die Fasern einer Lage genau parallel verlaufen und nicht durch Fasern einer zweiten Lage gekreuzt werden. Dazu können sich noch contractile Faserzellen hinzugesellen, welche dann aber nur den vegetativen Organen angehören und mehr oder minder von dem Willen unabhängig sind.

5. Das Nervensystem liegt entweder dauernd im Ektoderm oder verlässt das äussere Keimblatt sehr spät, nachdem es in seinen wichtigsten Theilen fertig gestellt worden ist, so dass mit Leichtigkeit sein ektoblastischer Ursprung erkannt werden kann.

Demgegenüber stehen folgende Charaktere der Pseudo-coelier.

1. Die Leibeshöhle fehlt ganz oder wird durch ein Lückensystem vertreten oder sie ist ein durch Confluenz zahlreicher Spalten entstandener weiter Raum. Sie hängt ursprünglich mit dem Blutgefässsystem zusammen, welches mit ihr eine gemeinsame

Anlage hat und nur selten sich gegen sie vollkommen abschliesst (Cephalopoden).

2. Die Geschlechtsorgane sind entweder umgewandelte Zellen des Körpermesenchyms oder stammen vom Ektoblast ab. (?) Sie besitzen stets ihre besonderen Ausführgänge, ohne sich mit den Excretionsorganen zu verbinden. Letztere sind gewöhnlich dendritisch verästelt, wobei ihre feinsten Ausläufer mit den Mesenchymspalten oder den Gefässsinus durch flimmernde Stomata communiciren. Ihre Entwicklungsweise ist gleichfalls strittig.

3. Die gesammte Muskulatur des Körpers besteht aus contractilen Faserzellen, wie sie bei den Enterocoeliern nur als organische Muskelzellen vorkommen; häufig verlaufen sie ganz wirr durcheinander, und auch da, wo sie sich zu bestimmten Lagen oder zu Muskelgruppen anordnen, sind diese fast stets durch einzelne Faserzellen durchkreuzt.

4. Das Nervensystem liegt selbst bei den niedrig stehenden Formen im Mesoderm, aus welchem es zum grossen Theil direct seinen Ursprung herzuleiten scheint.

Den genannten und schon früher ausführlich erörterten Punkten können wir noch zwei weitere anfügen, in welchen Enterocoelien und Pseudocoelien sich verschieden verhalten.

Alle Pseudocoelien sind ungegliedert; denn die Versuche, die Nemertinen als gegliederte Thiere darzustellen, halten einer Kritik nicht Stand, da das für die Erkenntniss der Segmentirung wichtigste Organsystem, das Nervenmuskelsystem, gleichförmig durch den ganzen Körper verläuft, und da auch keine Gründe vorliegen, eine Umwandlung durch Rückbildung hier anzunehmen. Wie wesentlich aber die Strobilation der Bandwürmer von der Segmentirung verschieden ist, hat schon Semper (171) in überzeugender Weise dargethan.

Ganz anders die Enterocoelien, bei welchen die Tendenz zur Gliederung so gross ist, dass fast alle Thiere diese höhere Stufe morphologischer Entwicklung erreichen! Thiere, welche zweifellos ungegliedert sind, scheinen nur die Nematoden und die Enteropneusten zu sein. Chaetognathen und Brachiopoden dagegen bestehen aus 3 Segmenten, die Gephyreen sind — das geht wohl aus allen neueren Untersuchungen Greeff's (101), Spengel's (108), Salensky's (107), Hatschek's (103) mit Sicherheit hervor — rückgebildete Anneliden. Auch die Annahme, dass die Tunicaten ursprünglich gegliedert waren, findet eine Stütze in dem Nachweis, dass das Rückenmark

der Appendicularien von Stelle zu Stelle im Schwanz zu Ganglienknoten anschwillt (Langerhans (110), Fol. (109)). Dazu kommen dann weiter die typischen Repräsentanten der gegliederten Thiere, die Anneliden, Arthropoden und Vertebraten.

Der zweite Punkt, den wir noch nachträglich hervorheben möchten, ist das Verhalten des Gastrulamundes. Es scheint nämlich, — bestimmter sich hierüber auszudrücken, erlaubt die mangelhafte Kenntniss der Entwicklungsgeschichte nicht — als ob der Urmund bei allen Enterocoeliern verloren ginge, bei allen Pseudocoeliern dagegen fortbestände und zum bleibenden Munde würde. Bei den Plattwürmern ist die Persistenz des Urmundes wahrscheinlich, weil hier häufig überhaupt nur eine Darmöffnung vorhanden ist, während der After noch fehlt; auch entwickelt sich bei den mit einem After versehenen Nemertinen der Endabschnitt des Darmkanals sehr spät. Die Mollusken haben zwar Anlass zu lebhaften Controversen gegeben, doch scheint uns aus denselben mit jeder neuen Arbeit siegreicher die Ansicht Fol's (53 — 57), Rabl's (69), Hatschek's (59) hervorzugehen, dass der Urmund zum bleibenden Mund und nicht, wie Lankester (64. 65) und Bütschli (51) wollen, zum After wird.

Unter den Enterocoeliern bilden nur die Echinodermen zweifellos eine Ausnahme; allein das sind Thiere, welche überhaupt in der ganzen Gruppe weit abseits stehen.

Unserer Eintheilung wird man nicht den Einwurf machen können, dass sie klar ausgesprochene verwandtschaftliche Beziehungen durchkreuzt. Denn von den üblichen Anschauungen entfernt sie sich nur in zwei Punkten, 1. dass sie die Mollusken von den Brachiopoden und Anneliden völlig trennt und 2. dass sie keine engere Verwandtschaft der Anneliden und Rotatorien zulässt. Beides kann aber mit guten Gründen vertheidigt werden.

Seitdem durch Morse (89) und Kowalevsky (86) der Nachweis geführt worden ist, dass die lange Zeit den Mollusken zugerechneten Brachiopoden viel mehr mit den gegliederten Würmern Aehnlichkeiten gemein haben, hat sich die Ansicht geltend gemacht und ist namentlich von Gegenbaur (159) vertreten worden, dass Brachiopoden und Mollusken rückgebildete Anneliden seien, wobei den Brachiopoden naturgemäss eine vermittelnde Stellung zwischen Anneliden und Mollusken zugewiesen werden müsste.

Folgende 3 Punkte können für diese Anschauung angeführt werden und mögen daher im Folgenden eine genauere Besprechung finden: 1. die Beschaffenheit des Nervensystems, 2. die

Anwesenheit der Segmentalgefässe. 3. Die Larvenformen.

Gegenbaur und v. Jhering — letzterer freilich nur für einen Theil der Mollusken, seine Arthrocochliden — halten das Pedalganglion der Mollusken für das Homologon des Strickleiternervensystems der Anneliden. Dies solle wahrscheinlich gemacht werden durch die Gattungen Chiton, Fissurella etc., bei denen sich das Pedalganglion in zwei Längsnerven fortsetzt, die durch quere Commissuren unter einander verbunden sind. Eine Prüfung der von v. Jhering (60) gegebenen Beschreibungen und Abbildungen des Nervensystems von Chiton und Fissurella lässt nun erkennen, dass die Aehnlichkeit mit dem Nervensystem der Anneliden nicht in dem Maasse überzeugend ist, als der Autor es darstellt. Die beiden Pedalnervenzweige liegen weit aus einander und haben keine gangliösen Anschwellungen, die Commissuren sind unregelmässig, bald dicker, bald dünner, bald rechtwinkelig, bald unter stumpfem Winkel mit den Pedalnerven verbunden; ab und zu verleihen sie kleineren Nervenstämmen den Ursprung. Allerdings ist es möglich, diese Abweichungen und Unregelmässigkeiten auf Kosten der Rückbildung zu setzen, welche der Annahme nach die Organisation der Mollusken erlitten haben müsste, aber es ist dies einmal an sich nicht wahrscheinlich, weil man nach Analogie der vielfach zum Vergleich herangezogenen Gephyreen u. a. Thiere dann auch eine Verschmelzung der Längsstämme erwarten sollte; zweitens wird man eine solche Annahme nicht machen, wenn nicht noch anderweitige Momente zu Gunsten derselben sprechen. Endlich erinnert der ganze Bau des Nervensystems der Chitoniden vielmehr an die Verhältnisse bei den Turbellarien, deren ventrale Nervenstämmen ebenfalls durch quere Commissuren strickleiterartig unter einander verknüpft sind. Da sie Ganglienzellen enthalten, so wäre es ganz gut denkbar, dass centrale Theile wie die Pedalganglien aus ihnen hervorgehen könnten. Wir kommen daher zum Schluss, dass das Nervensystem der Mollusken sich viel leichter aus einer weiteren Entwicklung des Nervensystems der Turbellarien erklären lässt, als aus einer Rückbildung des Nervensystems der Anneliden, dies um so mehr, als ja das Pedalganglion nicht wie das Bauchmark der Anneliden aus dem äusseren Keimblatt entsteht.

Wer die Mollusken von den gegliederten Würmern ableiten will, der muss sich nach anderen Merkmalen umsehen, welche auf eine verlorene Gliederung hinweisen könnten. Ein solches könnte man allein noch in dem doppelten Vorkommen der excretorischen

Gefässe bei den Gastropoden finden. Bei denselben legen sich im embryonalen Leben ein Paar flimmernder Canäle an, die mit Recht von Allen, welche sie beobachtet haben, mit den Wassergefässen der Rotatorien und ferner auch mit den Kopfnieren der Annelidenlarven homologisirt werden. Sie sind vorübergehender Natur, functioniren im embryonalen Leben und werden dann rückgebildet, während an ihre Stelle die gewöhnlich unpaare, viel weiter nach rückwärts gelegene bleibende Niere tritt. Sind die bleibenden und embryonalen Nieren homodyname Organe? Diese Frage wird von allen Autoren einstimmig verneint, weil beide Organe sehr verschieden gebaut sind; es werden nur die embryonalen Nieren den Wassergefässen der Würmer verglichen, die bleibenden Nieren dagegen für Neubildungen erklärt, welche erst von den Mollusken erworben wurden. Damit verlieren aber die Organe auch das Wenige von Beweiskraft, welches man ihnen bei der Erörterung, ob die Mollusken gegliederte Thiere sind, zusprechen könnte.

So bleibt uns nur noch die systematische Bedeutung der Larvenformen zu erörtern übrig. Hier wollen wir unserer Darstellung gleich einen weiteren Rahmen geben und in den Kreis unserer Betrachtungen auch die übrigen, fast ausschliesslich marinen Larvenformen ziehen, welche bei den Echinodermen, Bryozoen, Turbellarien, Nemertinen u. s. w. auftreten und von Huxley, Gegenbaur (159), Lankester (170), Hatschek (102), Balfour (156) und zahlreichen Anderen auf eine gemeinsame Grundform zurückgeführt werden. Damit erledigen wir zugleich die Frage nach der Verwandtschaft der Rotatorien und Anneliden, weil die Aehnlichkeit der ersteren mit den Larven der letzteren der einzige Grund ist, beide Gruppen einander im System zu nähern. Da ohnehin in der Neuzeit den Larvenformen eine aussergewöhnliche — vielleicht allzugrosse — Aufmerksamkeit zugewandt worden ist, können wir uns auf wenige Bemerkungen beschränken.

Die in Rede stehenden Larven werden gewöhnlich auf eine gemeinsame Stammform zurückgeführt, auf einen Organismus ähnlich den Rotatorien, ausgestattet mit Darm und einem Wimperreifen, über dessen ursprünglichen Verlauf die Ansichten aus einander gehen, ferner in vielen Fällen wenigstens ausgestattet mit einem verästelten Excretionsorgan und der Scheitelplatte, einer Ektodermverdickung, welche als Anlage des oberen Schlundganglions angesehen wird. Während ein Mesoblast fehlt, ist ein reichliches Mesenchym vorhanden. Die Excretionsorgane werden wir in die Reihe der Bildungen zu stellen haben, welche bei den mesenchy-

matösen Thieren vorkommen, nicht in die Reihe der Segmentalorgane; das ist namentlich bei den wenigen Annelidenlarven, bei welchen ein provisorisches Larvenexcretionsorgan beobachtet wurde, sehr deutlich, da das letztere hier aus verästelten Röhren besteht und auch sonst dem Wassergefässsystem der Plattwürmer und Rotatorien gleicht.

Wie in der Neuzeit Balfour (156) mit Recht hervorgehoben hat, ist die Trochophoralarve im Thierreich so ausserordentlich verbreitet, dass Jeder, welcher ihr eine grosse phylogenetische Bedeutung beimisst, gezwungen ist, ihre ursprüngliche Existenz bei sämtlichen Bilaterien anzunehmen. Ihr Fehlen bei den Wirbelthieren, Tunicaten und Arthropoden könnte dann nur nach dem Princip der abgekürzten Entwicklung erklärt werden, da sich die Trochophora bei den Wurmagtheilungen findet, von denen jene höheren Formen wahrscheinlich abzuleiten sind. Ebenso würde wohl Niemand sich so leicht dazu entschliessen, den Chaetognathen und Nematoden nur wegen des Mangels der Trochophora eine selbständige Stellung abseits von den übrigen Thieren anzuweisen. Wir würden daher beim Studium der Trochophoraformen zum Resultat gelangen, dass sämtliche Bilaterien von ihnen abstammen, woraus dann weiter folgen würde, dass die Enterocoelien ursprünglich aus mesenchymatösen Formen entstanden sind und dass das Mesenchym in den Fällen, in welchen es fehlt, eine durch die Genese des Mesoblasts veranlasste Rückbildung erfahren hat.

Wir haben bisher, der allgemeinen Anschauung folgend, angenommen, dass die Trochophora ein palingenetisches Entwicklungsstadium ist; indessen wäre es auch denkbar, dass die Larvenformen erst secundär und in den einzelnen Abtheilungen unabhängig von einander erworben worden sind. Ihre Uebereinstimmung würde dann nur eine Folge convergenter Züchtung sein und auf die überall gleiche pelagische Lebensweise zurückgeführt werden müssen. Eine derartige Auffassung wird uns um so mehr nahe gelegt, als die Aehnlichkeit schliesslich in der Mehrzahl der Fälle keineswegs so überzeugend ist, als von vielen Seiten behauptet wird. Scheitelplatte und Excretionsorgane können fehlen. Die Anwesenheit des Darms und des Mesenchyms ist ein ziemlich indifferentes Merkmal; die Wimperreifen sind sehr verschieden angeordnet und, wenn es auch möglich ist, sie auf einander zurückzuführen, so liegt hierzu doch kein zwingender Grund vor; am besten kann das wohl daraus entnommen werden, dass die meisten For-

scher bei der Zurückführung zu ganz verschiedenen Ausgangsformen gelangen.

Im Uebrigen ist es für die Fragen, welche uns hier beschäftigen, von untergeordneter Bedeutung, ob die Trochophora eine secundär erworbene Larvenform ist oder nicht. Wir können die Entscheidung hierüber der Zukunft überlassen und heben hier nur hervor, dass es dazu nothwendig sein wird, genaue Kenntniss von der Entwicklungsweise der Geschlechtsorgane zu besitzen. Bei den Enterocoeliern, wo das Coelomepithel allgemein die Eier und Spermatozoen liefert, sind wir zwar zur Genüge orientirt, nicht so bei den Pseudocoeliern. Sollten die letzteren mit den ersteren nahe verwandt sein, so müssten ihre Geschlechtsorgane vom primären Entoblast abstammen, was bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nicht recht wahrscheinlich ist.

Nachdem wir die Einwände, welche gegen die Eintheilung in Pseudocoelium und Enterocoelium gemacht werden könnten, besprochen haben, halten wir es für zweckmässig, zur Erläuterung unserer systematischen Auffassung eine tabellarische Uebersicht der metazoen Thiere zu geben (vergl. p. 134). Zu derselben bemerken wir, dass wir, um möglichst wenig an dem bestehenden System zu ändern, im Wesentlichen die Hauptstämme im alten Umfang beibehalten und nur eine Trennung der Würmer in Scoleciden und Coelhelminthen vorgenommen haben. Zu den letzteren stellen wir die Brachiopoden, weil diese keinesfalls bei den Mollusken verbleiben können; auch haben wir die Anneliden bei ihnen belassen und nicht mit den Arthropoden zum Stamm der Articulaten verbunden, zum Theil weil dies die gebräuchlichere Eintheilungsweise ist, zum Theil aber auch, weil die Gephyreen von den Anneliden nicht getrennt werden können, im Stamm der Articulaten dagegen ein fremdartiges Element ausmachen würden.

Allgemeiner Theil.

In unseren Studien zur Blättertheorie, welche seit einer Reihe von Jahren unser Interesse fast ausschliesslich in Anspruch genommen haben, glauben wir mit der Begründung der Coelomtheorie, unter welchem Namen wir die von uns entwickelten Ansichten über die Genese der Leibeshöhle im Thierreich kurzweg zusammenfassen wollen, zu einem gewissen vorläufigen Abschlusse gelangt zu sein. Wir ergreifen daher jetzt noch die Gelegenheit, den im speciellen Theil niedergelegten Auseinandersetzungen, welche sich auf alle Stämme des Thierreichs erstreckt haben, einige allgemeine Bemerkungen zur Blättertheorie folgen zu lassen und im Zusammenhang die Anschauungen zu entwickeln, zu welchen wir durch die neu angestellten, auf breiterer Grundlage ausgeführten Untersuchungen gelangt sind. Es soll dies noch in 2 Kapiteln geschehen, von welchen das erste über die Frage handelt, was man unter einem mittleren Keimblatt zu verstehen habe, das zweite die Erscheinungen und Processe der thierischen Formbildung zum Gegenstand hat. Am Schluss unserer Abhandlung werden wir dann endlich noch in einem dritten Kapitel eine Geschichte der Coelomtheorie geben und ein vollständiges Bild davon entwerfen, wie allmählich die Ansicht gereift ist, dass die Entwicklungsweise der Leibeshöhle ein Punkt von der grössten Bedeutung für das Verständniss des thierischen Baues ist.

1. Was man unter einem mittleren Keimblatt zu verstehen hat?

Das mittlere Keimblatt bezeichnet schon seit vielen Jahrzehnten den Kampfplatz, auf welchem sich die entgegengesetztesten Meinungen befehdet haben. Noch sind die Embryologen darüber uneinig, ob sich dasselbe überall in einer wesentlich gleichen Weise entwickele, und ob es in den einzelnen Thierstämmen eine vergleichbare Bildung sei.

Wie wir im speciellen Theile glauben gezeigt zu haben, fasst man augenblicklich unter mittlerem Keimblatt die heterogensten Dinge zusammen, — man versteht darunter sowohl die Zellen, welche bei den Echinodermenlarven in die Furchungshöhle aus der epithelialen Grenzschicht der Blastula einwandern und ein Mesenchym erzeugen, als auch die epithelialen Wandungen der Urdarmdivertikel der Brachiopoden und Chaetognathen; man versteht darunter sowohl die grossen Zellen am Urmundrand der Mollusken, Turbellarien und Plattwürmer, als auch die paarigen Keimstreifen der Anneliden, Arthropoden und Wirbelthiere. Man lässt das mittlere Keimblatt sich auf ganz verschiedenen Perioden der Entwicklung anlegen und hier nur einmal, dort in mehreren Absätzen gebildet werden. So lässt man es bei den Echinodermen, Mollusken etc. schon auf dem Blastulastadium auftreten zu einer Zeit, wo der Entoblast noch gar nicht vorhanden ist, in den meisten Fällen aber erst nach der Formation der beiden primären Keimblätter, also nach dem Gastrulastadium. Wenn man daher augenblicklich erklären soll, was ein mittleres Keimblatt ist, so muss man mit der ganz unbestimmten und allgemeinen Definition antworten, dass damit embryonale Zellen, welche zwischen die beiden primären Keimblätter zu liegen kommen, bezeichnet werden. Mit einer solchen Definition wird man sich aber auf die Dauer nicht zufrieden geben können.

Es geht der Blättertheorie, wie es der Zellentheorie ergangen ist; sie muss eine Reihe von Entwicklungsphasen durchlaufen, bis das Gesetzmässige, was durch sie ausgedrückt werden soll, erfasst und der reine Ausdruck dafür gefunden worden ist. In der Geschichte der Zellentheorie gab es eine Zeit, wo man die Höhlen des thierischen Körpers Zellen nannte und den pflanzlichen Zellen verglich, und wo man den Darmkanal und die Gefässe aus Verschmelzung von Zellenreihen entstanden sein liess. Dann kam eine schon vorgeschrittenere Zeit, in welcher man die elementaren Bestandtheile des thierischen Körpers schon richtiger erkannte, dabei aber noch in so verschiedenen Gebilden, wie Keimbläschen, Kernen, Vacuolen, Fetttropfen mit Eiweisschüllen, in Dotter- und Stärkekörnern Zellen glaubte erblicken zu dürfen. Und als auch hier eine Einschränkung gefunden worden war, wie äusserlich blieb selbst dann der Begriff der Zelle, bis durch Max Schultze die Protoplasmatheorie geschaffen wurde.

In ähnlicher Weise hat auch die Blättertheorie schon die folgenswersten Umwandlungen erfahren. Wurde doch vor noch

nicht langer Zeit bezweifelt, ob die Blätterbildung überhaupt ein allgemeines, der thierischen Organisation zu Grunde liegendes Prinzip sei und ob sie bei den Arthropoden und anderen Abtheilungen vorkomme. Hier musste Schritt für Schritt neues Terrain der Blättertheorie erobert und ein Irrthum nach dem anderen beseitigt werden. Erst dann konnte das schwierigere Problem aufgeworfen werden, ob sich die Blätter bei den Embryonen verschiedener Thiere vergleichen lassen, und ob eine gemeinsame Ursache die Blätterbildung veranlasst habe. Hier hat nun Haeckel's (162, 163) Gastraeatheorie, wie Schultze's Protoplasmatheorie auf dem Gebiete der Zellenlehre, eine grosse tiefgreifende Reform bewirkt, indem sie für alle Thiere eine gemeinsame Grundform, die Gastraea, aufstellte und auf ihre beiden Epithelschichten die 2 primären embryonalen Blätter zurückführte. Wie indessen schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, hat die Gastraeatheorie nur für die beiden primären Keimblätter eine causale Erklärung geliefert, das Problem des Mesoblasts dagegen noch ungelöst gelassen.

Wir sehen uns daher jetzt vor die Aufgabe gestellt, zu untersuchen, ob es nicht möglich ist, dem Begriff „mittleres Keimblatt“ eine schärfere, wissenschaftliche Fassung zu geben und so auf der Bahn weiter fortzuschreiten, welche Haeckel mit so grossem Erfolge betreten hat.

Bei unserer Erörterung gehen wir von dem Begriff der beiden primären Keimblätter aus. Dieselben sind Schichten epithelial angeordneter embryonaler Zellen, welche durch Einfaltung aus der Keimblase entstanden sind; sie bilden die Begrenzungsflächen des Körpers nach Aussen und nach dem Urdarm zu. Sie sind auf die gemeinsame Stammform der Gastraea zu beziehen; sie gehen in ihrer Genese dem mittleren Keimblatt voraus.

Unter dem, was man augenblicklich als Mesoblast bezeichnet, giebt es nun Bildungen, von welchen sich eine der obigen ähnliche Definition geben lässt. Wir meinen die beiden mittleren Keimblätter der Chaetognathen, Brachiopoden, Anneliden, Arthropoden und Wirbelthiere. Dieselben sind gleichfalls Schichten epithelial angeordneter Zellen, welche die Flächenbegrenzung des Körpers nach dem neu entstandenen Coelom zu besorgen; sie sind gleichfalls durch einen Einfaltungsprozess in das Leben gerufen worden; sie sind auf eine gemeinsame Stammform zu beziehen, deren Urdarm sich durch 2 Falten in 3 Räume getheilt hat. Ihre Bildung tritt immer erst nach der Gastrulation ein und deutet

einen weiteren Schritt in der Organisation an. Wie die zweiblättrige Gastrula aus der einblättrigen Blastula, so ist aus der zweiblättrigen Gastrula die vierblättrige Coelomform abzuleiten.

Die Ansicht, dass wir unter den vier Keimblättern Bildungen vor uns haben, welche nach einem gemeinsamen Princip erfolgen, findet eine weitere Stütze auch darin, dass der Mesoblast genau in derselben Weise, wie der Ektoblast und Entoblast, histologische Differenzirungen eingehen kann. Wie wir bei den Chaetognathen und Anneliden, den Arthropoden und Wirbelthieren gesehen haben, liefert die Epithelschicht, welche das Coelom auskleidet, Muskelzellen und Geschlechtsproducte in ganz derselben Weise wie bei den Coelenteraten das Ektoderm und das Entoderm.

Wenn wir alles Andere von der Bezeichnung „mittleres Keimblatt“ ausschliessen, dann haben wir eine einheitliche und scharfe Begriffsbestimmung gewonnen. Wir schliessen also aus davon die Zellen, welche bei den Echinodermen- und Wurmlarven zwischen Ektoblast und Entoblast ein Mesenchym erzeugen, die Zellen am Urmund der Mollusken, Turbellarien und Plathelminthen, die zerstreuten Zellen der Bryozoen und Rotatorien und wir schlagen vor, dergleichen Gebilde mit dem besonderen Namen „Mesenchymkeime oder Urzellen des Mesenchyms“ zu belegen. Von den Keimblättern unterscheiden sie sich dadurch, dass sie nicht epithelial angeordnet und nicht eingefaltete Epithelschichten sind, dass sie vielmehr aus dem epithelialen Verbande als Wanderzellen ausscheiden, um zwischen den die Form bestimmenden Keimblättern oder den epithelialen Begrenzungsschichten eine Füllmasse zu bilden, welche die verschiedensten Functionen verrichten kann, ursprünglich aber wohl hauptsächlich als ein Stützorgan gedient hat. Ferner unterscheiden sich die Urzellen des Mesenchyms von den Keimblättern, welche in gleichmässiger Reihenfolge nach einander angelegt werden, auch dadurch, dass sie in ihrem Auftreten an keine bestimmte Zeit der embryonalen Entwicklung geknüpft sind. Während sie zum Beispiel bei den Echinodermen und Mollusken, ehe noch der Entoblast eingestülpt ist, schon auswandern, treten sie bei den Wirbelthieren erst auf dem Stadium der Urwirbelbildung in die Erscheinung.

Die vorgenommene Prüfung führt uns somit zu dem Endergebniss, dass man unter dem Worte „mittleres Keimblatt“ bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat, und dass es jetzt nothwendig ist, an Stelle des alten unbestimmten zwei neue schärfere

Begriffe einzuführen. Durch dieselben werden die Begriffsbestimmungen, welche wir im ersten Heft unserer Studien (3 pag. 192—203) in einem besonderen Abschnitt „über die Benennung der Keimblätter und der Körperschichten“ gegeben haben, in keiner Weise alterirt, vielmehr wird das dort Begonnene hier nur weiter fortgeführt. Wir benutzen daher diese Gelegenheit, jetzt noch einmal im Zusammenhang eine kurze Definition der verschiedenen Begriffe zu geben, welche wir zur Bezeichnung und Vergleichung der embryonalen und definitiven Schichten der thierischen Körper für nothwendig erachten. Wir sehen uns hierzu um so mehr veranlasst, als Balfour (155) unsere im ersten Heft gemachten Vorschläge für unnöthig erklärt und die Befürchtung ausspricht, dass durch sie nur noch weitere Verwirrung in eine schon verwickelte Nomenclatur eingeführt werde. Wir sind entgegengesetzter Ansicht. Die augenblickliche Verwirrung beruht nicht auf einer complicirten Namengebung, da wir es ja nur mit einigen wenigen Terminis technicis zu thun haben, sondern weit mehr darauf, dass man ganz verschiedene morphologische Theile mit ein und demselben Namen belegt. Diesem Uebelstand aber wollen wir gerade abhelfen.

Aus Gründen, welche wir in der Bearbeitung der Actinien dargelegt haben, unterscheiden wir zwischen den Blättern der Keime und den aus ihnen hervorgehenden organologisch und histologisch differenzirten Schichten der ausgebildeten Organismen. Die embryonalen Blätter verschiedener Thiere sind direct unter einander vergleichbar und homolog, weil die thierischen Grundformen, als deren Bestandtheile sie erscheinen, wie z. B. die verschiedenen Gastrulaformen einander homolog sind; von den definitiven Schichten lässt sich nicht das Gleiche sagen; sie sind nur in sehr beschränktem Maasse unter einander vergleichbar und sehr incomplet homolog, weil sie sich in den einzelnen Thierstämmen in der verschiedenartigsten Weise aus dem ursprünglich gleichartigen Zustand weiter ausgebildet und metamorphosirt haben; wie denn z. B. das Ektoderm und das Entoderm einer Actinie und einer Meduse sich organologisch und histologisch ganz anders verhalten als die gleichnamigen Schichten der Arthropoden und Wirbelthiere.

Unter einem Keimblatt verstehen wir nach wie vor embryonale Zellen, welche unter einander zu einer Epithellamelle

verbunden sind, die durch Faltung oder Differenzirung die Grundlage für die mannigfaltigsten Formen abgiebt.

Die einzelnen embryonalen Blätter bezeichnen wir als Ektoblast und Entoblast, parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts.

Ektoblast und Entoblast sind die beiden primären durch Einstülpung der Blastula entstandenen Keimblätter; sie werden daher immer zuerst angelegt, sie sind auf eine einfache Stammform, die *Gastraea*, zurückführbar und begrenzen den Organismus nach Aussen und nach dem Urdarm zu.

Parietaler und visceraler Mesoblast oder die beiden mittleren Keimblätter sind stets späteren Ursprungs und entstehen durch Ausstülpung oder Einfaltung des Entoblasts, dessen Rest nun als secundärer Entoblast vom primären unterschieden werden kann. Sie begrenzen einen neugebildeten Hohlraum, das *Enterocoel*, welches als abgeschnürtes Divertikel des Urdarms zu betrachten ist. Wie die zweiblättrigen Thiere von der *Gastraea*, so sind die vierblättrigen von einer Coelomform ableitbar.

Embryonale Zellen, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden, halten wir für etwas von den Keimblättern Verschiedenes und legen ihnen den besonderen Namen der *Mesenchymkeime* oder *Urzellen des Mesenchyms* bei. Sie können sich sowohl bei zweiblättrigen als auch bei vierblättrigen Thieren entwickeln. Sie dienen dazu, zwischen den epithelialen Begrenzungs lamellen ein mit zerstreuten Zellen versehenes Secret- oder Bindegewebe zu erzeugen, dessen Zellen indessen gleich den epithelialen Elementen die mannigfachsten Differenzirungen eingehen können. So entstehen aus ihnen die zahlreichen Formen der Bidesubstanz, Muskelfaserzellen, Nervengewebe, Blutgefässe und Blut. Das Secretgewebe im einfachen oder im differenzirten Zustande mit allen seinen Derivaten bezeichnen wir als *Mesenchym*.

Für die Hauptschichten der ausgebildeten Thiere reserviren wir die von Allman für die Coelenteraten in gleichem Sinne eingeführten Worte: Ektoderm, Entoderm und Mesoderm.

Unter Ektoderm und Entoderm verstehen wir die äussere und innere Begrenzungsschicht des ausgebildeten Körpers, welche, vom Ektoblast und Entoblast des Keimes abstammend, das ursprüngliche Lageverhältniss bewahrt haben.

Unter Mesoderm dagegen begreifen wir die Summe aller

Gewebe und Organe, welche zwischen die beiden Begrenzungs-schichten eingeschoben sind, mögen sie aus Mesenchymkeimen oder aus dem Mesoblast oder direct aus einem der primären Keimblätter ihren Ursprung nehmen. Je ferner die einzelnen Thierstämme einander stehen, um so weniger sind ihre Körperschichten unter einander vergleichbar, namentlich aber gewinnt das Mesoderm mit der Höhe der Organisation ein um so verschiedenartigeres Gepräge und vereinigt in sich Theile, die nach ihrem Ursprung von einander sehr abweichen.

2. Ueber die Erscheinungen und Ursachen der thierischen Formbildung.

Indem wir die Thatsachen der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, der vergleichenden Anatomie und der vergleichenden Histologie in gleicher Weise berücksichtigten, hoffen wir einen Einblick in die einzelnen Processe gewonnen zu haben, welche bei der Erzeugung thierischer Formen eine Rolle spielen. Wenn wir jetzt das früher Dargelegte noch einmal überblicken und dabei aus dem Besonderen das allgemein Gesetzliche herauszufinden suchen, dann werden wir zu dem Ergebniss gelangen, dass alle verschiedenartigen Processe sich doch in zwei Hauptgruppen zusammenfassen lassen. Alle thierischen Formen sind 1) durch Lageverschiebung und 2) durch histologische Differenzirung von Zellen entstanden. Die Lageverschiebung kann sich dann wieder in einer zweifachen Weise äussern: entweder in einer Einfaltung und Ausstülpung epithelialer Lamellen oder in einer Loslösung einzelner Zellen aus dem epithelialen Verbande.

1. Was den ersten Modus der Zellenverschiebung anlangt, so ist es die Einfaltung und Ausstülpung epithelialer Lamellen, welche im Allgemeinen die Architectonik der thierischen Körper bestimmt und ihre ursprüngliche und allereinfachste Grundform, die Blastula, in immer complicirtere Formen umgewandelt hat. Aus der Hohlkugel der Blastula, deren Wand eine einfache Epithellamelle ist, geht durch Einstülpung der einen Hälfte in die andere ein aus zwei Epithelblättern, aus Ektoblast und Entoblast, zusammengesetzter Becher, die Gastrula, hervor. Wie dann aus der Gastrula durch mannigfach modificirte Ausstülpung und Einfaltung bald nur des Ektoderms, bald des Entoderms, bald beider zusammen gar wunderbar verschiedene Formen entstehen können, das lehren uns die hierfür besonders interessanten Coelen-

teraten, indem hier Tentakeln sich bilden, dort Septen in den Urdarm hineinwachsen, dort Taschen mit vielfach gefalteten Wandungen erzeugt werden. In dieser Weise wird bei manchen Lucernarien, Acraspeden, Anthozoen eine so hohe Complication der zweiblättrigen Ausgangsform bedingt, dass zum vollen Verständniss schon eine grosse Uebung in morphologischer Anschauung gehört.

Und wieder ist es der Process der Faltenbildung, welcher den zweiblättrigen in einen vierblättrigen Organismus umwandelt, wenn aus dem Entoderm zwei Septen hervorwachsen und den Urdarm in den bleibenden Darm und die seitlichen Coelomsäcke abtheilen. Derselben Erscheinung begegnen wir, wenn die Coelomform durch Segmentirung eine höhere morphologische Stufe erreicht, sei es, dass bei den Anneliden sich Dissepimente anlegen, sei es, dass bei den Wirbelthieren sich von den beiden Coelomsäcken die Urwirbel oder Ursegmente abschnüren.

Durch Faltung und Einstülpung epithelialer Lamellen nehmen ferner zahlreiche Organe des Thierkörpers ihren Ursprung, das Nervenrohr, die Sinnesorgane, die Drüsen der Haut, des Darmkanals und der Leibeshöhle.

Durch Faltung endlich werden die oft so erstaunlich complicirten embryonalen Hüllen der Embryonen und Larven hervorgehoben, das Amnion, die seröse Hülle, die Allantois etc.

So tritt uns, wenn wir die Blastula zum Ausgangspunkt nehmen, in der Entwicklung thierischer Formen immer ein und dieselbe, wenn auch mannigfach variirte Erscheinung entgegen, durch deren hundertfältige Wiederholung die complicirtesten Systeme gesetzmässig in einander gefalteter Epithellamellen bedingt werden.

Es wird jetzt immer noch vielfach die Frage erörtert und oft als eine nicht spruchreife bezeichnet, ob die Gastrulabildung durch Invagination der ursprüngliche oder ein abgeleiteter Modus sei. Wer sich die hohe Bedeutung vergegenwärtigt, welche die Einfaltung bei der Erzeugung thierischer Formen hat, der wird wohl nicht länger zweifeln, dass die Darstellung, welche Haeckel (162) gegeben hat und nicht die Blastaeatheorie von Lankester (168) das Rechte getroffen hat, und dass man daher weiter festzustellen haben wird, in wie weit Fälle, in denen sich durch Delamination eine Gastrula entwickeln soll, wirklich vorkommen.

Ausstülpung und Faltenbildung sind der Ausdruck für ein ungleichmässiges Wachsthum epithelialer

Lamellen. Jeder Organismus erfährt fortwährend, so lange das Leben dauert, eine Zunahme seiner Zellen, und sofern dieselben epithelial angeordnet sind, muss mit ihrer Zunahme fortwährend auch eine Oberflächenvergrößerung verbunden sein. Wenn nun eine Zellenvermehrung in allen Theilen einer Epithellamelle sich gleichmässig abspielen würde, so müsste auch eine gleichmässige Vergrößerung der Oberfläche die Folge sein. Eine nach diesem Princip wachsende Blastula zum Beispiel würde keine anderen Veränderungen als eine beständige Vergrößerung der Kugeloberfläche erkennen lassen. Wenn dagegen das Wachsthum in verschiedenen Bezirken der Epithellamellen verschieden rasch abläuft, so werden nothwendigerweise Formveränderungen hierdurch veranlasst werden; rascher wachsende Theile werden aus dem Niveau der übrigen, um Platz zu gewinnen, herausrücken, sie werden sich ausstülpfen oder einfalten.

Die hier ausgesprochenen Gesichtspunkte, welche auch His (143) in seinen Briefen an einen befreundeten Naturforscher entwickelt hat, bedürfen keines näheren Commentars, so selbstverständlich erscheinen sie. Dagegen ist es schon schwieriger, eine Antwort zu geben, wenn wir nach den Ursachen fragen, welche dem ungleichen Wachsthum einer Epithellamelle zu Grunde liegen. Die Ursachen mögen mehrfacher Art sein, jedenfalls aber ist hier das eine Moment von grosser Bedeutung, dass Zellengruppen innerhalb einer Epithellamelle besondere Functionen übernehmen und in Folge dessen auch eigene Wachsthumsenergieen erhalten. Es ist dies ein Punkt, auf welchen wir bei Besprechung der histologischen Differenzirung der Zellen noch einmal zurückkommen werden.

Von den Lageveränderungen, welche durch Einfaltung von Epithel-Lamellen bewirkt werden, unterscheiden wir oben das Auswandern einzelner Zellen aus dem epithelialen Verbande. Hierdurch wird eine besondere Gewebsform, das Mesenchym, erzeugt, welches zum Epithel in einen gewissen Gegensatz tritt und selbständig weiter wächst. Es füllt den Raum zwischen den Keimblättern aus und dringt in alle Lücken ein, welche bei den Faltungen und Ausstülpungen hervorgerufen werden. Es giebt so ein verbindendes und stützendes Gerüst ab, welchem die Epithelschichten und ihre Bildungsprodukte, die Drüsen mit ihren Röhren und Bläschen, die Muskelprimitivbündel und Nervenfasern, theils aufgelagert, theils eingebettet sind.

Als ein zweites Princip, welches auf die Form-

bildung einen grossen Einfluss ausübt, wurde die histologische Differenzirung der Zellen hingestellt. Sie ist eine der wichtigsten Vorbedingungen der Organentwicklung: „So lange als die Zellen eines Organismus gleichartig sind, ist nur wenig Veranlassung vorhanden, dass einzelne Körperteile sich ungleich entwickeln, erst wenn sie sich histologisch differenzirt haben, wenn ein Theil der Zellen zu Muskeln, ein anderer zu Nerven geworden ist, ein anderer secretorische oder sensorielle Eigenschaften erworben hat etc., ist ein wirksamer Hebel für eine ungleiche Entwicklung der Körperregionen gegeben, weil ein jedes Gewebe eine besondere, von seiner Function abhängige Wachstumsenergie erhält.“ (3 p. 214). Für die Art und Weise, in welcher die histologische Differenzirung bei der Formbildung zur Geltung gelangt, sind leicht zahlreiche Beispiele anzuführen. Wir erinnern an das Wachstum einer Muskellamelle durch Einfaltung, an die Genese der Muskelprimitivbündel, an die Entstehung einer Drüse durch Wucherung aus einem umgrenzten kleinen Bezirk der Epitheloberfläche u. s. w.

Dem histologischen Differenzirungsprocess unterliegen in der verschiedensten Art und Weise sowohl die Zellen der Epithellamellen als auch die Zellen des Mesenchyms, und hier wie dort kann es zur Entstehung functionell gleichwerthiger Gewebe kommen. Muskel- und Nervenzellen zum Beispiel können sich sowohl aus jedem der vier Keimblätter als auch aus dem Mesenchym entwickeln. Denn wie wir im ersten Heft unserer Studien durch Anführung zahlreicher Fälle bewiesen haben, wohnt den einzelnen Keimblättern kein eigener specifischer histologischer Charakter inne, vielmehr sind es lediglich physiologische Momente, welche auf ein gegebenes und gesetzmässig angeordnetes Zellenmaterial einwirkend die Gewebebildung in dieser und jener Form hier oder dort anregen.

Auf der anderen Seite aber muss hervorgehoben werden, dass manche Gewebsproducte in morphologischer Hinsicht ein anderes Aussehen gewinnen, je nachdem sie von Epithel- oder von Mesenchymzellen abstammen. Konnten wir doch, um einen recht frappanten Fall anzuführen, durch einzelne Stämme des Thierreichs hindurch einen epithelialen und einen mesenchymatösen Typus des Muskelgewebes nachweisen. Ja es können selbst einzelne Stämme des Thierreichs einen oft sehr abweichenden Charakter zur Schau tragen, je nachdem die histologische Differenzirung sich bei ihnen mehr an Epithellamellen oder an Mesenchymzellen abspielt, wie

uns ein Vergleich der Turbellarien, Plattwürmer und Mollusken mit den Chaetognathen, Anneliden, Arthropoden und Wirbelthieren gelehrt hat.

3. Die Geschichte der Coelomtheorie.

Die Entstehungsweise der Leibeshöhle, welche wir hier vortragen haben, scheint uns für das Verständniss der thierischen Formbildung von weittragender Bedeutung zu sein; sie bildet gleichsam die Angel, um welche sich eine ganze Summe weiterer Folgen bewegt. In Würdigung dieses Verhältnisses haben wir einmal unsere Abhandlung, trotzdem noch andere Fragen in ihr besprochen werden, als Coelomtheorie betitelt und sehen uns zweitens jetzt zum Schlusse noch veranlasst, in einem besonderen Abschnitt ausführlicher auf die Geschichte der Coelomtheorie einzugehen.

Auf Grund von Beobachtungen, welche beim Studium der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere gewonnen worden waren, hatte sich unter den Morphologen die allgemein angenommene Ansicht ausgebildet, dass die Leibeshöhle durch eine Spaltung im mittleren Keimblatt entstehe. Von manchen Seiten wurde dann die weitere Theorie hieran angeknüpft, dass der zwischen Darm- und Körperwand auftretende Spaltraum ursprünglich den Zweck gehabt habe, den durch die Verdauung im Darm erzeugten und durch seine Wandung transsudirenden Nährsaft aufzunehmen und an die angrenzenden Gewebe abzugeben, und dass er dadurch zum Ausgangspunkt für das Blut- und Lymphgefässsystem geworden sei. Die Existenz von blutführenden, mit Gefässen communicirenden Leibeshöhlen mancher Thiere schien sehr zu Gunsten einer derartigen Hypothese zu sprechen.

Die Allgemeingültigkeit dieser Anschauungen wurde zum ersten Male im Jahre 1864 durch eine von Alexander Agassiz (71) an Echinodermlarven gemachte Entdeckung erschüttert, nach welcher die Leibeshöhle und das Wassergefässsystem sich aus Ausstülpungen des Darmkanals entwickeln. Bald darauf bestätigte Metschnikoff (72) 1869 nicht allein die Angaben von Agassiz in seinen ausgedehnten Echinodermenstudien, sondern er beobachtete auch noch einen Fall ähnlicher Entwicklung der Leibeshöhle bei der Tornaria, der Larve von Balanoglossus, welche in vieler Beziehung einer Asteridenlarve gleicht (98). Noch mehr Aufsehen aber erregte es, als Kowalevsky (94) 1871 seine Ent-

wicklungsgeschichte der Sagitta veröffentlichte und zeigte, wie der Urdarm der Gastrula durch 2 Falten in 3 Räume, in secundären Darm und seitliche Leibessäcke, abgetheilt wird, was 1873 durch Untersuchungen von Bütschli (91) eine rasche und volle Bestätigung erhielt. Der Sagitttentwicklung liess darauf Kowalevsky (86, 87) nach kurzer Pause (1874) seine Brachiopodenarbeit folgen, in welcher er wieder die Wissenschaft mit dem neuen wichtigen Factum bereicherte, dass auch in dieser Classe sich die Leibeshöhle in derselben Art, wie bei den Chaetognathen anlege.

Die angeführten Beobachtungen wurden der Ausgangspunkt für eine Reihe von Speculationen, welche durch eine Arbeit Metschnikoffs (9) 1874 eingeleitet wurden. Derselbe verglich die Echinodermenlarven auf dem Stadium, wo aus dem Urdarm 2 Ausstülpungen hervorsprossen, mit den Coelenteraten, besonders mit den Larven der Ctenophoren, und suchte darzulegen, dass das Gastrovascularsystem nicht schlechtweg für einen „Darmkanal zu halten sei, vielmehr einer ganzen Summe von Organen des Echinodermenkörpers entspreche, welche während eines vorübergehenden Coelenteratenstadiums auch hier ein gemeinschaftliches System bilden.“ (p. 77). Metschnikoff trat hiermit einer zuerst von Leuckart (8) geäusserten Ansicht bei, nach welcher Darmkanal und Leibeshöhle der übrigen Thiere im coelenterischen Apparat noch vereinigt sind.

Eine vielseitige Gestaltung gewannen indessen die Speculationen über das Coelom der Thiere erst im Geiste von drei hervorragenden, englischen Morphologen, von Huxley (166), Lankester (169) und Balfour (131), welche im Jahre 1875 in demselben Bande des Quarterly journal ihre Essays über diesen Gegenstand rasch hinter einander veröffentlichten. In einem kleinen Aufsatz „Classification of the animal kingdom“ unterscheidet Huxley 3 nach ihrer Genese verschiedene Arten der Leibeshöhle als Enterocoel, Schizocoel und Epicoel. Ein Enterocoel, welches von Ausstülpungen des Urdarms abstammt, soll den Echinodermen, der Sagitta und dem Balanoglossus zukommen und gewissermaassen schon vorgebildet sein bei den Coelenteraten, den dendrocoelen Turbellarien und den Trematoden in ihrem mit Aussackungen reichlich versehenen Ernährungssystem oder coelenterischen Apparat. Als Schizocoel bezeichnet Huxley einen durch Spaltung im Mesoderm auftretenden Raum und lässt mit einem solchen die Mollusken und Anneliden versehen sein, während er die Frage bei den Brachiopoden und Polyzoen als eine offene behandelt. Unter

einem Epicoel versteht er einen Hohlraum, der durch Einstülpung des Ektoblasts, wie der Perithoracalraum der Tunicaten angelegt wird, und er wirft hierbei die Frage auf, ob die Spaltung des Mesoblasts bei den Wirbelthieren nicht eine andere Bedeutung habe, als der anscheinend ähnliche Process bei den Arthropoden, Anneliden und Mollusken, und ob Pericardium, Pleura und Peritoneum nicht Theile des Ektoblasts seien, gleich dem Perithoracalraum der Tunicaten.

Angeregt durch Metschnikoff und Huxley kommt Lankester schon im nächsten Heft desselben Journals in einem Artikel: on the invaginate Planula or diploblastic phase of *Paludina vivipara*, auf die Coelomfrage zu sprechen, die an erhöhter Bedeutung gewonnen habe. Bis nicht entscheidende Beweise für eine verschiedenartige Genese der Leibeshöhle beigebracht seien, will er der Hypothese eines bei allen Thieren einheitlichen Ursprungs den Vorzug geben; so lässt er denn das Schizocoel aus dem Entero-coel hervorgegangen und in manchen Fällen den ursprünglichen Bildungsmodus so weit verwischt sein, dass man nur noch einige Mesoblastzellen vom Entoblast abstammen sehe. Die anscheinende Spaltung des Mesoblasts erklärt er in der Weise, dass Ausstülpungen des Urdarms ihr Lumen verloren haben, dass daher vom Entoblast solide Zellenmassen geliefert werden, welche nachträglich erst wieder eine Höhlung gewinnen (p. 165).

An Lankester's Aufsatz schliesst sich unmittelbar im 3ten Heft des Journals die Abhandlung von Balfour „Early stages in the development of vertebrates“ an, deren Ideengänge dann einige Jahre später in der ausgezeichneten Monographie über die Entwicklung der Elasmobranchier (132) noch weiter ausgeführt sind, so dass wir zweckmässig beide Schriften gleich gemeinsam besprechen. Balfour geht in denselben in einer mehr critischen Weise auf die Coelomtheorie ein und beschränkt sich hauptsächlich auf die Erklärung der Verhältnisse der Wirbelthiere. Bei einem Ueberblick über die embryologische Literatur zeigt er, dass fast in allen Thierabtheilungen der Mesoblast vom Entoblast abstammt, und dass auch die Körpermuskulatur fast durchweg mesoblastischen und somit in letzter Instanz entoblastischen Ursprungs ist. Indem er dann die Art und Weise erörtert, in welcher der Mesoblast sich aus dem Entoblast entwickelt und mit den bei den Echinodermen, Chaetognathen und Brachiopoden sicher gestellten Befunden beginnt, sucht er wahrscheinlich zu machen, dass auch bei den Wirbelthieren der Mesoblast ursprünglich nichts Anderes

als die Wandung zweier Divertikel des Urdarms gewesen sei. Bei den Elasmobranchiern entstehe der Mesoblast nach seinen Untersuchungen vom Urmund aus in Form zweier lateraler, nach oben und unten getrennter Zellenmassen, welche vom Entoblast abstammen; dadurch, dass in jeder Masse alsbald eine gesonderte Höhle auftrete, erscheine das Coelom von Anfang an als eine paarige Bildung; es reiche ursprünglich auch in die Urwirbel hinein, so dass man sagen könne, die Körpermuskulatur entwickle sich aus der Wandung zweier Coelomsäcke. Gegen seine Deutung, meint Balfour, könne die anfänglich solide Beschaffenheit der beiden Mesoblastmassen nicht in's Gewicht fallen, da in zahlreichen Fällen Organe, welche eigentlich Höhlungen enthalten müssten, solid entwickelt und erst nachträglich hohl werden, wie man denn bei manchen Echinodermen an Stelle hohler Divertikel des Urdarms solide Zellenmassen antreffe. Als schwerer verständlich bezeichnet Balfour die Thatsache, dass die Muskulatur von den Wandungen der Urdarmdivertikel herrühre, da sie doch bei den Coelenteraten von dem Ektoderm geliefert werde, und er stellt zur Erklärung dieses Punktes zwei Hypothesen auf, die wir hier übergehen wollen, da sie von keiner Tragweite sind.

Einen sicheren Boden gewann die Coelomtheorie, als Kowalevsky (146) im Jahre 1877 wieder mit der bedeutenden Entdeckung hervortrat, dass beim *Amphioxus lanceolatus* die Urwirbel abgeschnürte Aussackungen des Urdarms sind. Auch verfehlte Balfour nicht, noch in der Einleitung zu seiner Monographie der Elasmobranchier die Arbeit von Kowalevsky (132) als einen Beweis für seine Ansicht hervorzuheben.

Mit welchem Eifer man in England die wichtige Frage nach der Genese des Coeloms behandelt hat, erkennt man recht deutlich daran, dass auch in den letzten 3 Jahren Huxley sowohl als Lankester und Balfour immer wieder eine Gelegenheit ergriffen haben, um ihre Ansichten in modificirter Form vorzutragen. Huxley (167) kommt an mehreren Stellen seines Lehrbuchs der wirbellosen Thiere auf die Coelomtheorie zu sprechen und betont die sich darbietenden Schwierigkeiten, wenn es zu bestimmen gelte, welche von den unterschiedenen Formen der Leibeshöhle sich bei einer gegebenen Thierabtheilung vorfinde. Auch lässt er es jetzt dahin gestellt sein, ob überhaupt ein fundamentaler Unterschied zwischen einem Enterocoel und einem Schizocoel aufrecht zu erhalten und ob letzteres nicht vielleicht nur eine Modification des ersteren sei. Um seine Urtheile näher kennen zu

lernen, lese man die Abschnitte pag. 560—563 und pag. 608—609 seines Lehrbuchs.

Um so bestimmter tritt Lankester (170) für einen einheitlichen Ursprung des Mesoderms ein; er nimmt überall ein Entero-coel an und glaubt in keinem Falle eine spaltartige Entstehung des Coeloms zulassen zu sollen, wobei seine Speculationen sich immer mehr von der empirischen Basis entfernen. Weil bei Hydra die Muskulatur aus dem Ektoderm abstammt, folgert er das Gleiche auch für die übrigen Thiere und erklärt alle die Fälle, wo die Muskeln vom Mesoblast abstammen, durch das von ihm aufgestellte Princip der „precocious segregation“, mit welchen man in dieser Fassung Alles erklären kann. In derselben gewaltsamen Weise leitet er bei allen Thieren das Epithel der Leibeshöhle und der Blut- und Lymphbahnen und die Blut- und Lymphkörperchen von gastrovascularen Ausstülpungen des Urdarms ab. Selbst solche Fälle, in welchen, wie bei manchen Mollusken, einzelne amoeboide Zellen sich vom Epithel ablösen und zwischen Ektoderm und Entoderm zerstreuen, glaubt er noch als eine modificirte Entwicklung von Ausstülpungen des Urdarms deuten zu müssen.

Der von Lankester ausgesprochenen Grundanschauung von einem einheitlichen Ursprung der Leibeshöhle nähert sich Balfour, der übrigens seine Speculationen mit einer berechtigten Reserve vorträgt, in zwei kleinen, soeben erschienenen Abhandlungen, von welchen die eine „über die Structur und Homologien der Keimblätter des Embryo“ (155), die andere „über Larvenformen“ (156) handelt. Die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen über die Genese des Mesoblasts theilt er hierbei in 6 Gruppen ein und erörtert die Möglichkeit, ob dieselben auf einen gemeinsamen Typus zurückzuführen seien. Er findet es sehr wahrscheinlich, dass in allen den zahlreichen Fällen, wo der Mesoblast in Form paariger Anlagen von den Lippen des Blastoporus hervorwächst, ursprünglich 2 Divertikel vorgelegen haben (Mollusken, Polyzoen, Chaetopoden, Gephyreen, Nematelminthen, Vertebraten etc.), und dass überall, wo eine Leibeshöhle vorkommt, dieselbe vom Urdarm abstammt. Im Ungewissen dagegen ist Balfour, ob die coelomlosen Thiere, die Plathelminthen, vielleicht einmal ein Entero-coel, welches später obliterirt ist, besessen haben, oder ob sie sich im Mangel einer Leibeshöhle direct an die Coelenteraten anschliessen. „Vielleicht“, bemerkt er, „sind die Triploblastica aus 2 Gruppen zusammengesetzt, einer ursprünglichen Gruppe, den Plattwürmern, in welcher

keine vom Darm unterschiedene Leibeshöhle besteht, und einer zweiten aus ihnen ableitbaren Gruppe, in welcher 2 Divertikel sich vom Darm zur Bildung einer Leibeshöhle abgetrennt haben.“ Auf unsere Untersuchung der Actinien gestützt, ist er der Ansicht, dass die Muskulatur sich aus dem Entoblast der Divertikel differenzirt habe. Die ganze Mesoblastfrage bezeichnet indessen Balfour als eine noch sehr dunkle in folgenden Sätzen: „However this may be, the above considerations are sufficient to show, how much there is, that is still obscure with reference even to the body cavity. If embryology gives no certain sound as to the questions just raised with reference to the body cavity, still less is it to be hoped that the remaining questions with reference to the mesoblast can be satisfactorily answered.“

Während in England, wie uns der geschichtliche Ueberblick gezeigt hat, die Entdeckungen von Agassiz, Metschnikoff und Kowalevsky auf einen fruchtbaren Boden gefallen waren und Morphologen wie Huxley, Lankester und Balfour zu weitragenden und zum Theil glücklichen Speculationen veranlasst hatten, ist auf diesem Gebiete in Deutschland keine Bewegung in das Leben gerufen und eine Weiterbildung der besprochenen Theorien nicht versucht worden; im Gegentheil waren einige Forscher, welche sich einem einheitlichen Ursprung des Mesoblasts zuneigten, bestrebt, in den Entwicklungszuständen der Mollusken die Anknüpfungspunkte zu einer Erklärung zu suchen, wie z. B. Rabl und Hatschek (102) den am Blastoporus gelegenen grossen Urzellen des Mesoderms eine grosse Bedeutung beigelegt haben.

Vor zwei Jahren begannen wir uns näher mit der Coelomfrage zu beschäftigen; im Hinblick auf sie wurde ein Aufenthalt in Messina benutzt, die so wichtigen Chaetognathen anatomisch, histologisch und entwicklungsgeschichtlich (93) nach allen Richtungen hin zu untersuchen. Die Beobachtungen Kowalevsky's (94) wurden bestätigt, der Bildungsmodus der Muskulatur aus dem Epithel des Enterocoels und der entoblastische Ursprung der Geschlechtsorgane (Bütschli 91) festgestellt, Beziehungen zu den Coelenteraten, namentlich zu den Actinien, gewonnen. Werthvolle Fingerzeige für die Coelom- und Mesoblastfrage erhielten wir dann ferner durch die gleichzeitig vorgenommene histologische Bearbeitung der Actinien und der Ctenophoren. Bei den Actinien (3) wurde der Nachweis geliefert, dass der wichtigste Theil der Muskulatur sich aus dem Epithel des Urdarms und zwar noch in der ursprünglichen Form von Epithelmuskelzellen entwickelt, welche

Thatsache denn auch neuerdings Balfour in passender Weise zur Erklärung der Genese der Muskulatur bei den Vertebraten herangezogen hat. Die entodermale Abstammung der Geschlechtszellen bei den Anthozoen wurde beobachtet und als ein erklärendes Moment für die Bildung der Geschlechtsorgane aus dem Epithel der Urdarmdivertikel oder des Enterocoels der Chaetognathen benutzt. Auf der anderen Seite zeigten uns die Ctenophoren (5) eine von den übrigen Coelenteraten ganz abweichende histologische Beschaffenheit ihrer Gewebe, namentlich ihrer Muskeln und Nerven, und dies veranlasste uns schon damals auf den Gegensatz zwischen der histologischen Differenzirung eines epithelialen Gewebes und eines Secretgewebes aufmerksam zu machen.

So waren schon im Laufe des Sommers 1879 die entscheidenden Gesichtspunkte gewonnen, aus deren Verfolgung die Coelomtheorie entstanden ist. Die Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere und Arthropoden wurde alsbald in Angriff genommen, Thiere aus mehreren Abtheilungen auf diesen und jenen Punkt histologisch untersucht. Durch eigene Beobachtung sowohl als auch aus der Literatur wurde Material für die vorliegende Abhandlung gesammelt, für welche wir schon in der Einleitung zur Monographie der Chaetognathen (93 pag. 2) gleichsam das Programm in folgenden Sätzen aufgestellt haben:

„Erstens ist es in systematischer Beziehung von Werth zu wissen, in welchen Abtheilungen des Thierreichs das Coelom durch Einfaltung, in welchen durch Spaltbildung entsteht; denn je nachdem das eine oder andere stattfindet, werden die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Thiere zu einander beurtheilt werden müssen. Zweitens scheint uns die verschiedene Bildungsweise des Coeloms für den ganzen morphologischen Aufbau des Organismus von tief eingreifender Bedeutung zu sein. Wie wir später noch im Einzelnen nachzuweisen gedenken, wird je nach der Genese des Coeloms auch die Entwicklung des Mesoblasts und des Mesoderms, der Körpermuskulatur, der Geschlechts- und Excretionsorgane eine verschiedene sein. Es wird daher das Studium der Coelombildung auch auf die Weiterentwicklung der Blättertheorie seinen Einfluss ausüben müssen.“

Tabellarische Uebersicht der Metazoen.

I. Coelenteraten.

1. Zoophyten.

II. Pseudocoelien.

2. Scoleciden.

- a. Bryozoen.
- b. Rotatorien.
- c. Plathelminthen.

3. Mollusken.

III. Enterocoelien.

4. Coelhelminthen.

- a. Nematoden.
- b. Chaetognathen.
- c. Brachiopoden.
- d. Anneliden (+ Gephyreen).
- e. Enteropneusten.
- f. Tunicaten.

5. Echinodermen.

6. Arthropoden.

7. Vertebraten.
-

Verzeichniss der benutzten Literatur.

I. Coelenteraten.

1. Beneden, Ed. v., De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 2^{me} série. T. XXXVII. No. 5. 1874.

2. Hertwig, Oscar und Richard, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.

3. Dieselben, Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Studien zur Blättertheorie. Heft I. 1879.

4. Hertwig, Oscar, Ueber die Muskulatur der Coelenteraten. Jenaische Sitzungsberichte. 12. Dec. 1879.

5. Hertwig, Richard, Ueber den Bau der Ctenophoren. Studien zur Blättertheorie. Heft III. 1880.

6. Kowalevsky, A., Entwicklungsgeschichte der Rippenqualen. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII^e série. Tome X. No. 4. 1866.

7. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Alcyoniden, Sympodium coralloides und Clavularia crassa. Zoologischer Anzeiger. II. Jahrg. No. 38.

8. Leuckart, R., Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Ein Beitrag zur Charakteristik und Classification der thierischen Formen. Braunschweig 1848.

9. Metschnikoff, El., Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV p. 15—83. 1874.

10. Schulze, F. E., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIX—XXXII.

II. Pseudocoelien.

Rotatorien.

11. Grenacher, H., Einige Beobachtungen über Räderthiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIX p. 483—499.

12. Leydig, F., Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. VI.

13. Möbius, K., Ein Beitrag zur Anatomie des Brachionus plicatilis, eines Räderthiers der Ostsee. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXV p. 103—114.

14. Salensky, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Brachionus urceolaris. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXII p. 455—467.

15. Semper, Trochosphaera aequatorialis, das Kugelräderthier der Philippinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXII p. 311—323.

Bryozoen.

16. Barrois, J., Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. Lille 1877.

17. Hatschek, B., Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIX p. 502—549.

18. Kowalevsky, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Loxosoma Neapolitanum. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. X. No. 2.

19. Nitsche, H., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der phylactolaemen Süßwasserbryozoen. Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1868. p. 465—521.

20. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XX p. 1—37.

21. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Neue Folge. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXI p. 416—499.

22. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXV. Suppl. p. 343—402.

23. Schmidt, O., Die Gattung Loxosoma. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XII p. 1—15.

24. Salensky, W., Etudes sur les Bryozoaires entoproctes. Annales des Sciences Natur. 6^e Sér. Zool. T. V. No. 3.

25. Vogt, C., Sur le Loxosome des Phascolosomes. Archives de Zool. expér. et génér. T. V p. 305—356.

Plathelminthen.

a. Turbellarien und Trematoden.

26. Bütschli, O., Bemerkungen über den excretorischen Gefäßapparat der Trematoden. Zool. Anzeig. Bd. II p. 88.

27. Fraipont, J., Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestoides. Archives de Biologie. Vol. I. 1880.
28. Graff, L., Kurze Berichte über fortgesetzte Turbellariestudien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXX Supl. p. 457—466.
29. Derselbe, Ueber Planaria Limuli. Zool. Anz. Bd. II p. 202.
30. Hallez, P., Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Travaux de l'institut zoologique de Lille. Fasc. II.
31. Hertwig, Richard, Ueber das Auge der Planarien. Jenaische Sitzungsberichte. 1880.
32. Jhering, H. v., Graffilla muricicola, eine parasitische Rhabdocoele. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXIV.
33. Kennel, J. v., Bemerkungen über einheimische Landplanarien. Zool. Anzeig. Bd. I p. 26.
- 33^a. Derselbe, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien, Rhynchodemus terrestris O. F. Müller und Geodesmus bilineatus Metschnikoff. Arbeiten a. d. zool. zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. V p. 120—161.
34. Lang, A., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel. Bd. I p. 459—489.
35. Derselbe, Ueber das Nervensystem der Trematoden. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. II. Bd. 1. Heft p. 28—53. 1880.
- 35^a. Derselbe, Notiz über einen neuen Parasiten der Tethys aus der Abtheilung der rhabdocoelen Turbellarien. Mittheil. a. d. zool. Station zu Neapel. Bd. II p. 107—113.
36. Metschnikoff, E., Ueber Geodesmus bilineatus Nob. (Fasciola terrestris O. F. Müller?), eine europäische Landplanarie. Bulletins de l'Acad. de St. Pétersbourg. T. IX p. 433—447.
37. Moseley, On the Anatomy and Histology of the Landplanarians of Ceylon. Philosophical Transactions. Vol. 164. Pt. I p. 105—171.

b. Nemertinen.

38. Barrois, J., Mémoire sur l'embryologie des Némertes. Annales des Sciences Natur. Zool. Sér. VI. T. VI. No. 3.
39. Bütschli, O., Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidium. Archiv f. Naturg. Jahrg. 39. Bd. I p. 276—284.
40. Graff, L., Geonemertes calicophora, eine neue Landnemertine. Morpholog. Jahrb. Bd. V p. 430—449.

41. Hoffmann, C. K., Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen. 1. Zur Entwicklungsgeschichte von *Tetrastemma varicolor*. Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. III p. 205—217.

42. Derselbe, Zur Anatomie und Ontogenie von *Malacobdella*. Ebenda. Bd. IV p. 1—31.

43. Hubrecht, A. W., Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nemertinen. Naturk. Verh. der koninkl. Akademie. Deel XX.

44. Intosh, Mc., A monograph of the British Annelids. Part I. The Nemerteans. London 1873.

45. Kennel, J. v., Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen. Arbeit. a. d. zoolog. zootom. Institut in Würzburg. Bd. IV p. 305—381.

46. Metschnikoff, E., Entwicklungsgeschichte einiger Nemertinen. Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mémoires de l'Académie de St. Pétersbourg. S. VII. T. XIV. No. 8. 1869.

Mollusken.

47. Boll, Fr., Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. V. Suppl.

48. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XIII p. 95—170.

49. Derselbe, Untersuchung über die Entwicklung der Cephalopoden. Nachrichten d. kaiserl. Ges. der Freunde der Naturw. zu Moskau. Bd. XXIV. Citirt nach Hofmann Schwalbe's Jahresber. f. 1878.

50. Brock, Studien einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. Bd. VI.

51. Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. XXIX.

52. Flemming, W., Ueber Bindesubstanz und Gefäßwandung im Schwellgewebe der Muscheln. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XIII p. 817—868.

53. Fol, H., Note sur le développement des Mollusques Ptéropodes et Céphalopodes. Archives d. Zool. expér. et génér. T. III p. XXXIII—LVI.

54. Derselbe, Sur le développement des Hétéropodes et des Gastéropodes Pulmonés. Comptes rendus. T. LXXXI p. 472—474, 523—526.

55. Derselbe, Sur le développement des Ptéropodes. Archives de Zool. exp. et génér. T. IV.

56. Derselbe, Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Archives de Zool. expér. et génér. T. V p. 105—158.
57. Derselbe, Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés. Archives de Zool. exp. et génér. T. VIII p. 103—232.
58. Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte dieser Thiere. Leipzig 1855.
59. Hatschek, B., Ueber Entwicklungsgeschichte von Terebratuliden. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Bd. III. Heft I. 1880.
60. Jhering, H. v., Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden. Morphol. Jahrb. Bd. III p. 155.
61. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Chiton. Morphol. Jahrb. Bd. IV p. 128—146.
62. Kollmann, Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XIII p. 558—603.
- 62^a. Derselbe, Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien und den Cephalopoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXVI p. 87—103.
63. Lankester, E. Ray, Observations on the development of the Cephalopoda. Quarterly Journ. of microsc. science. N. S. Vol. XV p. 37—47.
64. Derselbe, Contributions to the Developmental History of the Mollusca. Philosophical Transactions. Vol. 165 Pt. I p. 1—49. 1875.
65. Derselbe, Observations on the development of the Pond-snail and on the early Stages of other Mollusca. Quart. Journ. of Microsc. Sciences. N. S. Vol. XIV p. 365—391. 1874.
- 65^a. Derselbe, On the coincidence of the Blastopore and Anus in Paludina vivipara. Ebenda Vol. XVI p. 377—385. 1876.
66. Posner, C., Ueber den Bau der Najadenkieme. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XI p. 517—561.
67. Rabl, Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. Bd. IX p. 195—240.
68. Derselbe, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. Bd. X p. 310—393.
69. Derselbe, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V p. 562—660.
70. Ussow, M., Zoologisch embryologische Untersuchungen. Archiv f. Naturgesch. 46. Jahrg. Bd. I p. 329—372.

III. Enterocoelien.**Echinodermen.**

71. Agassiz, Alexander, Embryology of the starfish. Contributions to the natural history of the United States. Bd. V.

72. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Petersburg. VII^e ser. T. XIV. 1869. No. 8.

73. Selenka, E., Zur Entwicklung der Holothuriern. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXVII. 1876.

74. Derselbe, Keimblätter und Organanlage bei Echiniden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXIII. 1879.

Nematoden.

75. Bütschli, Gibt es Holomyarier? Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIII p. 402.

76. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Cucullanus elegans. Ebenda Bd. XXVI p. 103.

77. Derselbe, Untersuchungen über die beiden Oxyuren der Blatta orientalis. Ebenda Bd. XXI p. 252.

78. Claus, Ueber einige im Humus lebende Anguillulinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XII p. 354—359.

79. Grenacher, Zur Anatomie der Gattung Gordius. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XVIII p. 322.

80. Derselbe, Ueber die Muskelemente von Gordius. Ebenda. Bd. XIX p. 287.

81. Leuckart, Die menschlichen Parasiten. II. Leipzig 1876.

82. Schneider, Noch ein Wort über die Musculatur der Nematoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIX p. 284.

83. Derselbe, Ueber Muskeln und Nerven der Nematoden. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1860. p. 224—243.

84. Derselbe, Neue Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Nematoden. Archiv f. Anat. u. Phys. 1863.

85. Derselbe, Monographie der Nematoden. Berlin 1866.

Brachiopoden.

85^a. Huxley, Contributions to the anatomy of the Brachiopoda. Annals and Magaz. of Nat. Hist. Ser. II. Vol. XIV p. 285—294.

86. Kowalevsky, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden. Schwalbe's Jahresbericht. Bd. II p. 336.

87. Derselbe, Untersuchungen über die Entwicklung der Bra-

chiopoden. Nachrichten der kaiserl. Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntniss, der Anthropologie u. Ethnographie. Bd. XIV. Moskau 1875. (Russisch.)

88. Lacaze-Duthiers, Histoire de la Thécidie. Annales des Sciences naturelles. Zoologie. 4^e série. T. XV p. 259.

89. Morse, On the systematic Position of the Brachiopoda. Proceedings of the Boston Society of natural history. 1873.

90. Steenstrup, J., Om Anomia. Oversigt over det kong. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger. Kiöbenhavn 1848. (Citirt nach Morse.)

Chaetognathen.

91. Bütschli, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIII p. 409—413. 1873.

92. Derselbe, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus. Ebenda Bd. XXVI p. 393 u. 394 Anm. 1876.

93. Hertwig, Oscar, Die Chaetognathen. Ihre Anatomie, Systematik und Entwicklungsgeschichte. Eine Monographie. Studien zur Blättertheorie. Heft II.

94. Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII^e série. T. XVI. No. 12. 1871.

95. Langerhans, Das Nervensystem der Chaetognathen. Monatsbericht der königl. Academie der Wissenschaften zu Berlin. 1878.

Enteropneusten.

96. Agassiz, A., The history of Balanoglossus and Tornaria. Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences. Vol. IX p. 434. 1873.

97. Kowalevsky, Anatomie des Balanoglossus delle Chiaje. 1866. Mémoires de l'Académ. de St. Pétersbourg. S. VII. T. X. No. 3.

98. Metschnikoff, Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XX p. 131.

99. Spengel, J. W., Ueber den Bau und die Entwicklung des Balanoglossus. Amtlicher Bericht der 50sten Versammlung deutscher Naturforscher u. Aerzte. München 1877.

Anneliden.

100. Claparède, Edouard, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIX p. 563—620.

101. Greeff, R., Die Echiuren. Nova Acta der Ksl. Leop. Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher. Halle 1879.

102. Hatschek, B., Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. I. 1878.

103. Derselbe, Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae. Ebenda. Bd. III. 1880.

104. Derselbe, Protodrilus Leuckartii. Eine neue Gattung der Archianneliden. Ebenda. Bd. III. 1880.

105. Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte des Euaxes. Entwicklungsgeschichte des Lumbricus. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. sér. T. XVI. No. 12.

106. Ratzel, Histologische Untersuchungen an niederen Thieren. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. XIX p. 257—281. 1869.

107. Salensky, Ueber die Metamorphose des Echiurus. Morphol. Jahrb. Bd. II p. 319—328.

108. Spengel, Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. XXXIV.

Tunicaten.

109. Fol, Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. 1872.

110. Langerhans, P., Zur Anatomie der Appendicularien. Monatsbericht der Berliner Akademie. 1877.

Arthropoden.

111. Balfour, F. M., Notes on the development of the Arachnida. Studies from the morphological Laboratory in the university of Cambridge. 1880.

112. Derselbe, On certain points in the anatomy of Peripatus capensis. Quart. journ. of micr. science. N. S. Vol. XIX. 1879.

113. Beneden, Ed. v., De l'existence d'un appareil vasculaire à sang rouge dans quelques Crustacés. Zool. Anz. 1880. No. 47 u. 48.

114. Bobretzky, N. W., Zur Embryologie der Arthropoden. Aufzeichn. der Kiewer Gesellsch. der Naturf. Bd. III. Heft 2. (Citirt nach Hofmann Schwalbe's Jahresbericht f. 1873.)

115. Derselbe, Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. XXXI p. 195—216.

116. Claus, C., Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.

117. Graber, V., Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergleichende Embryologie. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XV p. 630—640.

118. Derselbe, Vergleichende Lebens- und Entwicklungsgeschichte der Insecten. Naturkräfte. Bd. XXII.

119. Grobben, C., Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectoris*. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Bd. II. Heft 2.

120. Derselbe, Die Antennendrüse der Crustaceen. Ebenda. Bd. III.

121. Hatschek, B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaische Zeitschr. Bd. XI p. 115—149.

122. Heider, C., Die Gattung *Lernanthropus*. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd. II p. 269—368.

123. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII^e série. Tom. XVI. No. 12.

124. Mayer, P., Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. Jenaische Zeitschr. Bd. XI p. 188—269.

125. Metschnikoff, Embryologische Studien an Insecten. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. XVI p. 389—500.

126. Derselbe, Embryologie der doppelfüssigen Myriapoden (Chilognathen). Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. XXIV p. 253—284.

127. Derselbe, Embryologisches über *Geophilus*. Ebenda. Bd. XXV p. 313—323.

128. Stecker, Die Anlage der Keimblätter bei den Diplopoden (Chilognathen). Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XIV p. 6—17.

129. Weismann, A., Die Entwicklung der Dipteren. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecten. Leipzig 1864 (auch Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. XIII u. XIV).

130. Weber, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der sog. Leber der Crustaceen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XVII p. 385—457.

Wirbelthiere.

131. Balfour, F. M., Early stages in the development of vertebrates. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XV p. 207—226. 1875.

132. Derselbe, A monograph of the development of elasmobranch fishes. London 1878.

133. v. Bambeke, Formation des feuillets embryonnaires et

de la notocorde chez les urodèles. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 2^{me} sér. T. L. 1880.

134. Bornhaupt, Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Diss. inaug. Dorpat 1867.

135. Braun, M., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten a. d. zool. zoot. Institut zu Würzburg. Bd. IV. 1877.

136. Calberla, Studien über die Entwicklung der quergestreiften Muskeln und Nerven der Amphibien und Reptilien. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI. 1875.

137. Egli, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Geschlechtsorgane. Diss. inaug. Zürich 1876. (Citirt nach Kölliker.)

138. Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morpholog. Jahrb. Bd. IV p. 1—112. 1878.

139. Derselbe, Ueber die Homologie der sog. Segmentalorgane der Anneliden und Vertebraten. Ebenda. Bd. IV p. 663 1878.

140. Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

141. Grenacher, Beiträge zur näheren Kenntniss der Musculatur der Cyclostomen und Leptocardier. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XVII p. 577. 1867.

142. Hertwig, Oscar, Ueber die Entwicklung des mittleren Keimblatts der Wirbelthiere. Jenaische Sitzungsberichte. Novb. 1880.

143. His, W., Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten Naturforscher. Leipzig 1879.

144. Kölliker, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.

145. Derselbe, Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Zool. Anzeiger. 1880.

146. Kowalevsky, A., Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XIII. 1877.

147. Kupffer, Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbelthiere. Zool. Anzeiger. 1879 p. 594—595.

148. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg 1873.

149. Derselbe, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XII. 1876.

150. Pflüger, Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.

151. Scott, W. B., and Osborn, H. F., On some points in the early development of the common newt. Studies from the morphological laboratory in the university of Cambridge. 1880.

152. Semper, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Würzburg 1875.

153. Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1879.

154. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

IV. Allgemeines.

155. Balfour, F. M., On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo. Quarterly journal of microscopical science. 1880. p. 240—273.

156. Derselbe, Larval forms: their nature, origin and affinities. Ebenda. 1880.

157. Claus, C., Die Typenlehre und Haeckel's sogenannte Gastraeatheorie. Wien 1874.

157^a. Derselbe, Grundzüge der Zoologie.

158. Flemming, Ueber Formen und Bedeutung der organischen Muskelzellen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXX. Suppl. p. 466—473.

159. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2^{te} Aufl. 1878.

160. Haeckel, E., Die Kalkschwämme. Berlin 1872.

161. Derselbe, Natürliche Schöpfungsgeschichte. 7^{te} Aufl.

162. Derselbe, Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII.

162^a. Derselbe, Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Ebenda. Bd. IX p. 402—508.

163. Derselbe, Nachträge zur Gastraeatheorie. Ebenda. Bd. XI p. 55—99.

164. Hensen, V., Ueber die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. Virchow's Archiv. Bd. XXXI p. 53.

165. His, W., Die Häute und Höhlen des Körpers. Basel 1865.

166. Huxley, Th. H., On the classification of the animal kingdom. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XV p. 52—56. 1875.

167. Derselbe, The anatomy of invertebrated animals. 1877.

Deutsche Ausgabe von Spengel: Grundzüge der Anatomie der Wirbelthiere. 1878.

168. Lankester, E. Ray, On the primitive Cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals and on the origin of vascular and lymph systems. Ann. and Mag. N. Hist. S. 4. Vol. XI p. 321—338. 1873.

169. Derselbe, On the invaginate planula or diploblastic phase of *Paludina vivipara*. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XV p. 159—166. 1875.

170. Derselbe, Notes on the embryology and classification of the animal kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XVII p. 399—454. 1877.

171. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arbeiten aus dem zoolog. Institut in Würzburg. 1876.

172. Schwalbe, G., Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. V p. 205—248.

173. Weismann, A., Ueber die zwei Typen contractilen Gewebes und ihre Vertheilung in die grossen Gruppen des Thierreichs, sowie über die histologische Bedeutung ihrer Formelemente. Zeitschr. für rationelle Medicin. III. R. Bd. XV p. 60—103. 1862.

Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen.

- a* Zellen des Mesenchyms.
- b* Epithelzellen des Enterocoels.
- c* Coelom. Enterocoel.
- c'* Abgeschnürter Theil des Enterocoels. Höhle der Urwirbel.
- ch* Chorda.
- d* Darm.
- df* Darmfaserblatt.
- e* Eierstock.
- f* Muskelfibrille.
- g* Ganglion.
- gz* Ganglienzellen.
- h* Kalknadeln.
- ho* Hoden.
- i* Dotterplättchen.
- k* Laterale Scheibe am Darm der Tornaria.
- l* Leber.
- ld* Dorsales }
- lv* Ventrals } Mesenterium.
- ls* Leibesspalte.
- m* Muskelfaser.
- mc* Epitheliale }
- mm* Mesenchymatöse } Muskelfaser.
- mt* Transversale Muskelfasern.
- mk* Muskelkern.
- n* Nerv.
- o* Mund.
- p* After.
- r* Dermale Schicht.
- s* Muskelseptum. Stützsubstanz.

- t* Primitivrinne.
u Urmund.
v Blutgefäße.
w Gallerte.
A Amnion.
B Muskelblatt.
D Dotterzellen.
Ek Ektoblast.
En Entoblast.
Enc Chordaentoblast.
K Muskelkästchen.
P Primitivbündel.
Me Mesoblast.
*Me*¹ Viscerales Blatt des Mesoblasts.
*Me*² Parietales Blatt des Mesoblasts.
N Nervensystem. Nervenrohr.
T Tracheen.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt durch *Planaria polychroa*. 95 mal vergr.

Fig. 2. Querschnitt aus dem vorderen Drittel des Rumpfes von *Protodrilus Leuckartii*. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeiten, Bd. III. Taf. VIII Fig. 17.)

Fig. 3. Querschnitt durch das hintere Ende des Rumpfsegmentes einer 0,8 Cm langen *Sagitta bipunctata*. 160 mal vergr.

Fig. 4. Querschnitt durch *Chiton marginatus*. 40 mal vergr.

Fig. 5. Eine junge *Tornaria*. (Copie nach Metschnikoff, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XX. Taf. XIII Fig. 2.)

Fig. 6. Larve von *Echiurus*. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeiten, Bd. III. Taf. IV Fig. 8.) 150 mal vergr.

Fig. 7. Flächenschnitt durch das Nervensystem von *Planaria polychroa*. 195 mal vergr.

Fig. 8. Optischer Längsschnitt eines Embryo des 10^{ten} Tages von *Malacobdella*. (Copie nach Hoffmann, Niederl. Arch. Bd. IV. Taf. II Fig. 33.) 300 mal vergr.

Fig. 9. Blastula von *Echinus miliaris*. (Copie nach Selenka, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXIII. Taf. V Fig. 4.)

Fig. 10. Gastrula von *Echinus miliaris*. (Cop. nach Selenka, Ebenda. Taf. V Fig. 9 und 13 combinirt.) 300 mal vergr.

Fig. 11. Larve von *Teredo*. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeiten, Bd. III. Taf. II Fig. 21.) 445 mal vergr.

Tafel II.

Fig. 1—3. Querschnitte durch den Keimstreif einer *Noctua* auf dem Gastrulastadium. 470 mal vergr., desgleichen Fig. 4—6.

Fig. 4. Erste Anlage des Darmdrüsenblatts von *Zygaena Minos*.

Fig. 5. Darmfaserblatt und Darmdrüsenblatt (*Zygaena Minos*) der rechten und linken Seite sind einander entgegengewachsen, aber noch nicht zur medianen Vereinigung gelangt.

Fig. 6. Sonderung des Mesoblasts in Darmfaser- und Hautfaserblatt, Auflösung der Dotterzellen, von einer *Noctua*.

Fig. 7. *Loxosoma Raja* nach O. Schmidt (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XII, Taf. I Fig. 1).

Fig. 8. Schematische Darstellung der Insectengastrula zur Zeit, wo der Urdarm durch zwei seitliche Falten in den bleibenden Darm und die beiden Leibeshöhlensäcke zerlegt wird und der primäre Entoblast sich in den Mesoblast und das Darmdrüsenblatt sondert.

Fig. 9. Frontalschnitt durch einen $2\frac{1}{2}$ Tage alten Embryo von *Triton taeniatus*. Schwach vergr.

Fig. 10. Querschnitt durch einen $2\frac{1}{2}$ Tage alten Embryo von *Triton taeniatus*. Schwach vergr.

Fig. 11. Querschnitt durch einen 3 Tage alten Embryo von *Triton taeniatus*. Schwach vergr.

Fig. 12. Querschnitt durch einen 4 Tage alten Embryo von *Triton taeniatus*. Schwach vergr.

Fig. 13. Querschnitt durch eine Larve von *Amphioxus lanceolatus*. (Copie nach Kowalevsky, Arch. mikr. Anat. Bd. XIII. Taf. XV Fig. 12.)

Fig. 14. Querschnitt aus dem hintersten Ende einer *Polygordius*larve. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeit. Bd. I. Taf. XXX Fig. 84.)

Fig. 15. Optischer Durchschnitt durch den Embryo eines *Brachiopoden*. (Copie nach Kowalevsky, *Brachiopodenentwicklung*. Taf. I Fig. 6.)

Fig. 16. Querschnitt durch den Rumpf eines jungen *Polygordius*. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeiten. Bd. I. Taf. XXX Fig. 89.)

Fig. 17. Die beiden Mesoblaststreifen am Afterpole einer ungliederten Larve von *Polygordius*. (Copie nach Hatschek, ebenda. Taf. XXVIII Fig. 57.) 450 mal vergr.

Fig. 18. Segmentirter Mesoblaststreifen einer Larve von *Echinurus*. (Copie nach Hatschek, ebenda. Bd. III. Taf. V Fig. 22.) 450 mal vergr.

Tafel III.

Fig. 1. Querschnitt durch die Muskulatur einer Meckelia.
240 mal vergr.

Fig. 2. Querschnitt durch die Muskulatur eines Nemertes.
240 mal vergr.

Fig. 3. Stück vom Velum einer Larve von *Cavolinia tridentata*.
(Copie nach Fol, Pteropoden. Taf. IV Fig. 48.) 200 mal vergr.

Fig. 4. Ende einer mesenchymatösen Muskelfaser von *Beroë ovatus*. (R. Hertwig, Ctenophoren. Taf. VI Fig. 14.)

Fig. 5. Querschnitt durch die Muskulatur eines Septums von *Sagartia parasitica* nahe an seiner Befestigung. (O. u. R. Hertwig, Actinien. Taf. III Fig. 2.)

Fig. 6. Querschnitt durch die Muskulatur der Körperwand von *Cerianthus membranaceus*. (O. u. R. Hertwig, Actinien. Taf. VIII Fig. 11.)

Fig. 7. Querschnitt durch die Längsmuskulatur des Regenwurms. 500 mal vergr.

Fig. 8. Querschnitt durch die Muskulatur eines Tentakels von *Charybdea marsupialis*. 500 mal vergr.

Fig. 9. Muskulatur eines Darmdrüsen Schlauches von *Porcellio scaber*. (Copie nach Weber, Arch. mikr. Anat. Bd. XVII. Taf. XXXVI Fig. 1.)

Fig. 10. Querschnitt durch die Muskulatur des Hautmuskelschlauches von *Limax*. 500 mal vergr.

Fig. 11. Querschnitt durch die Bauchgegend von *Pseudalius inflexus*. (Copie nach Bütschli, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIII. Taf. XXII Fig. 10.)

Fig. 12. Querschnitt durch die Längsmuskulatur einer 0,8 Cm. langen *Sagitta bipunctata*. (O. Hertwig, Chaetognathen. Taf. II Fig. 13.) 500 mal vergr.

Fig. 13. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 6 Wochen alten Larve von *Petromyzon Planeri*. 500 mal vergr.

Fig. 14. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 9 Tage alten Larve von *Petromyzon Planeri*. 500 mal vergr.

Fig. 15. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 5 Tage alten Larve von *Triton taeniatus*. 500 mal vergr.

Fig. 16. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 14 Tage alten Larve von *Petromyzon Planeri*. 500 mal vergr.

Fig. 17. Mesenchymatöse Muskelfaser einer Tereidlarve. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeiten. Bd. III. Taf. II Fig. 24 A.) 445 mal vergr.

Fig. 18. Durch 20 % Salpetersäure isolirte Muskelfaser von einer Ascaride des Aals.

Fig. 19. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 10 Tage alten Larve von *Triton taeniatus*. 500 mal vergr.

Fig. 20. Längsschnitt durch ein Muskelsegment einer 5 Tage alten Larve von *Triton taeniatus*. 500 mal vergr.

Fig. 21. Epithelmuskelzelle einer Actinie.

Beiträge zur Kenntniss des Baues
der
Schmetterlings-Rüssel.

Von
Wilhelm Breitenbach.

Hierzu Tafel IV—VI.

I. Geschichtliche Einleitung.

Es ist immer von grossem Nutzen, wenn man einer wissenschaftlichen Arbeit, welche irgend einen Gegenstand eingehend behandelt, eine kurze geschichtliche Einleitung vorausschickt. Eine solche Literatur-Uebersicht hat zwei Hauptzwecke. Erstens sehen wir aus derselben, was bis zu dem Zeitpunkte, in dem des Verfassers eigene Untersuchungen begannen, über den behandelten Gegenstand bekannt ist und wie diese Kenntnisse im Laufe der Zeit allmählig erworben wurden. Zweitens, und das scheint mir manchmal das Wichtigste zu sein, lässt ein historischer Ueberblick über das bisher Geleistete erkennen, was der Verfasser wirklich Neues bringt; er gestattet also erst eine richtige Würdigung der neuen Arbeit. Aus diesen Gründen habe ich mich entschlossen, meine Arbeit ebenfalls durch einen historischen Ueberblick einzuleiten. Ich habe selbstverständlich nur die wichtigsten Arbeiten berücksichtigen können, d. h. solche, deren Verfasser eigene Untersuchungen angestellt haben. Gleichzeitig will ich bemerken, dass ein kleiner Theil, der eigentlich hierher gehört hätte, an einer andern Stelle behandelt werden wird; ich meine die Ansichten über die Art und Weise, wie die Schmetterlinge saugen. Da die vorliegende Arbeit zum bei Weitem grössten Theile morphologischen Inhaltes ist, so habe ich es vorgezogen, jene physiologische Frage, auch in ihrem geschichtlichen Theile, in einem besonderen Theile zusammenhängend zu besprechen.

Da die älteren Entomologen bekanntlich mit grosser Vorliebe

stets die Mundwerkzeuge der Insecten untersucht und beschrieben haben, so lässt sich eigentlich von vornherein erwarten, dass dieselben, da der Saugrüssel für das einzige Mundorgan der Schmetterlinge gehalten wurde, auch diesem ihre besondere Aufmerksamkeit werden gewidmet haben. In der That giebt auch derjenige Naturforscher, den wir aus der älteren Zeit besprechen wollen, nämlich Réaumur, eine sehr eingehende Schilderung vom Bau und von der Function unseres Organes. Da Réaumur der erste Naturforscher ist, welcher den Schmetterlingsrüssel eingehend untersucht hat, und da die nächstfolgenden Beobachter nicht über ihn hinausgekommen sind, z. B. auch Swammerdam, so wollen wir etwas länger bei ihm verweilen. Unser Verfasser hat seine Untersuchungen niedergelegt in dem fünften Bande seines „*Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*“; pag. 284—315.

Réaumur sagt, man finde den Rüssel bei denjenigen Schmetterlingen, welche überhaupt im Besitze eines solchen seien, genau zwischen den Augen befestigt. Wenn der Schmetterling keine Nahrung zu sich nimmt, so ist der Rüssel wie die Spiralfeder einer Uhr aufgerollt und liegt so zwischen Stücken verborgen, welche bei den verschiedenen Schmetterlingen eine verschiedene Form und Grösse haben. Da sie mit kurzen Haaren bedeckt sind, so werden sie als „behaarte Wände“ (*cloisons barbues*) oder „Bärte des Schmetterlings“ (*barbes du Papillon*) bezeichnet. Was diese *cloisons barbues* eigentlich sind, ist Réaumur nicht klar geworden; es sind die allerdings bedeutend veränderten Unterlippen-taster.

Nachdem unser Verfasser im Weiteren sehr hübsch beschrieben hat, wie die Schmetterlinge sich ihres Rüssels bedienen, wenn sie den süssen Saft der Rlumen saugen, geht er zur Untersuchung der Structurverhältnisse des Organes über. Auf den ersten Blick ist der Rüssel eine Art Klinge (*lame*), länger als dick, aus einer hornigen Masse bestehend; von der Ansatzstelle bis zu seinem freien Ende scheint er sich zu verjüngen. Da die Ansatzstelle sich genau in der Mitte des Kopfes befindet, so nimmt der Rüssel gerade die Stelle der Nase ein; und in der That haben einige Autoren (nach Réaumur) gesagt, die Schmetterlinge hätten eine sehr lange Nase.

Réaumur hat die Beobachtung gemacht, dass wenn man den im aufgerollten Zustande befindlichen Rüssel gewaltsam entrollt, derselbe von der Spitze an sich in zwei gleiche Hälften spaltet. Dies führte ihn zu einer wichtigen Frage: Spalten sich

die Rüssel der Schmetterlinge desshalb so leicht, weil sie so fein und zerbrechlich sind, oder bestehen sie wirklich aus zwei aneinander gelegten Stücken? Das Ergebniss ist die Feststellung der Thatsache, dass sich die Schmetterlingsrüssel in der That aus zwei gleichen, aneinander liegenden Hälften zusammensetzen. Eine nun folgende, sehr unklare Auseinandersetzung über den Bau der Rüsselhälften wollen wir übergehen, da Réaumur mehr gesehen hat, wie wirklich vorhanden ist. Ein Blick auf die zugehörigen Abbildungen zeigt das auf den ersten Blick.

An dem Rüssel bemerkte Réaumur eine sehr grosse Anzahl von „fibres transversales qui ceignent la trompe et qui semblent la diviser dans une infinité d'anneaux ou de tranches“ (pag. 295). Am vorderen, freien Ende einiger Rüssel stehen „häutige Blättchen“, (des feuilletés membraneux), auf jeder Rüsselhälfte zweizeilig angeordnet. Dieselben sollen eine Art Rinne bilden, „parce qu'ils s'écartent les uns les autres en s'éloignent de leur base“ (pag. 296). Diese Blättchen, in denen wir später sehr wichtige Theile des Rüssels wiedererkennen werden, sollen dazu dienen, die Spitze schwacher Rüssel zu stützen, da man dieselben an starken Rüsseln nicht finde. Wir werden später sehen, dass gerade das Gegentheil viel eher richtig ist, dass gerade die stärksten Rüssel mit solchen „Blättchen“ vorwiegend versehen sind.

Ganz richtig ist im Allgemeinen das, was unser Verfasser über den Verschluss der beiden Rüsselhälften angiebt. Die Hälften legen sich nicht mit einer continuirlichen Fläche aneinander, wie man das nach der Leichtigkeit, mit der sie von einander getrennt werden können, vielleicht erwarten sollte, sondern der Verschluss wird durch eine grosse Anzahl dicht bei einander stehender, dünner Fäden (filets) bewirkt, welche gegen einander stossen. Bei einigen Rüsseln hat Réaumur auch übereinander greifende zahnartige Bildungen (dentelures) bemerkt, „qui peuvent fortifier l'union et la pourroient faire seules, si les lances n'étoient pas composées de filets“ (pag. 300). Diese letztere Ansicht werden wir später als nicht correct kennen lernen, da diese zahnartigen Bildungen auf einer Seite den Verschluss allein herstellen, während er auf der entgegengesetzten Seite allein von den filets bewirkt wird.

Da die beiden Rüsselhälften auf ihrer inneren Seite halb ausgehöhlt sind, so dass eine Rinne gebildet wird, so entsteht beim Aneinanderlegen der Hälften ein mittlerer Canal; da aber ausserdem noch jede Rüsselhälfte von einem besonderen Canal durch-

zogen ist, so hat der Rüssel im Ganzen drei Canäle. Dienen alle drei Canäle dazu, die süssen Blumensäfte dem Körper zuzuführen? Nach einem sehr langathmigen Bericht über eine dahinzielende Beobachtung kommt Réaumur zu dem Schlusse, dass nur durch den mittleren Canal Flüssigkeit aufgenommen werde, dass dagegen die seitlichen Canäle wohl zur Aufnahme von Luft dienen. Einige Seiten vorher war er, wie wir noch nachträglich bemerken wollen, ebenfalls durch eine Beobachtung zu der Ansicht gekommen, dass auch die seitlichen Canäle die Nahrungsflüssigkeit dem Körper zuführten. Dass diese beiden Ansichten sich widersprechen, scheint Réaumur gar nicht zu merken. Es ist indessen anzunehmen, dass er in der Folge die erst erwähnte für die richtige gehalten hat, was sie ja in der That auch ist.

Endlich wollen wir noch einen Punkt anführen. Die kleinen Schmetterlingsrüssel sollen nur einen mittleren Canal besitzen; die Canäle der Rüsselhälften dagegen sollen fehlen. Wenn man einen solchen kleinen Rüssel durchschneidet, sagt Réaumur, so bemerkt man in der Mitte einen ovalen Canal; in den beiden Seitenfeldern sieht man je einen kleinen, wohl umschriebenen Kreis, den Durchschnitt eines Muskels. Hier hat sich Réaumur gründlich geirrt; denn dieser vermeintliche Muskel ist thatsächlich der Durchschnitt des Luftkanales. Wenn ich aufmerksam die Zeichnungen betrachte, so will es mir vorkommen, als wenn Réaumur bei den andern Schmetterlingen die wirklichen Tracheen gar nicht gesehen hätte. Von der ganzen Rüsselhälfte ist nur die äussere Wandung gezeichnet; im Uebrigen ist sie hohl. Das ist aber in Wirklichkeit nicht der Fall; vielmehr ist der Raum bis auf die verhältnissmässig dünne Trachee mit Muskeln angefüllt. Also gerade da, wo Réaumur die Tracheen der Rüsselhälften nicht gesehen haben will, hat er sie gerade gesehen, und da wo er sie gesehen haben will, scheint er sie nicht gesehen zu haben.

In dem ganzen *Mémoire*, dem die vorstehenden Angaben entnommen sind, und welches „principalement des ailes, des yeux, des antennes et des trompes“ handelt, ist von keinen weiteren Mundwerkzeugen der Schmetterlinge die Rede wie vom Rüssel. In der That kannten Réaumur und die älteren Entomologen überhaupt von den Mundtheilen der Schmetterlinge nur den Rüssel; höchstens zählte man noch zu denselben jene beiden, meist ziemlich grossen Anhänge, zwischen denen der Rüssel im aufgerollten Zustande verborgen liegt, die Unterlippentaster. Man hielt in Folge dessen die Mundtheile der Schmetterlinge für etwas ganz

Besonderes und von denen der übrigen Insecten total Verschiedenes. Diese grosse Verschiedenheit der Mundwerkzeuge der Schmetterlinge von denen der andern Insecten, namentlich der Käfer mit beissenden Mundtheilen, musste um so mehr auffallen, als doch die Raupen, aus denen die Schmetterlinge hervorgingen, ganz ebensolche Mundtheile wie andere beissende Insecten hatten. In der That hatte man keine Ahnung davon, dass die Mundtheile der Schmetterlinge trotz aller äusseren Verschiedenheit doch nach demselben Typus gebaut seien wie die aller andern Insecten und wie die der Raupen.

Savigny führt in dem ersten seiner 1816 erschienenen vorzüglichen „Mémoires sur les animaux sans vertèbres“ eine hierher bezügliche Stelle an, welche wir in der Uebersetzung wiedergeben wollen. „Der gefeierte Verfasser der „Vergleichenden Anatomie“ geht noch weiter. „„Von allen Larven, sagt er, sind es diejenigen der Lepidopteren oder die Raupen, welche sich in Bezug auf den Mund am meisten von ihren Insecten unterscheiden, und was noch sonderbarer ist, ihr Mundapparat ist nach dem Plan der Insecten mit Kiefern gebaut, obgleich man keine Spur davon bei den Schmetterlingen wiederfindet.““ Dem gefeierten Verfasser der „Vergleichenden Anatomie“, in dem wir ohne Zweifel Cuvier zu suchen haben, und allen Entomologen tritt nun der scharfsinnige Savigny entgegen, indem er, gestützt auf vergleichend-anatomische Untersuchungen, den bestimmten Nachweis liefert, dass die Mundtheile der Schmetterlinge nach demselben Typus gebaut seien wie die der andern Insecten und der Raupen. „Die Schmetterlinge haben, ebenso wie ihre Raupen, ebenso wie die Coleoptera, Neuroptera und alle beissenden Insecten, zwei Lippen, eine Oberlippe, eine Unterlippe, zwei Mandibeln und zwei Kiefern.“ (Prem. Mem. pag. 3.) Natürlich sind auch die Unterkiefer- und Unterlippentaster vorhanden. Die Mundtheile der Schmetterlinge sind mit Ausnahme der Unterkiefer und der Unterlippentaster sämmtlich bedeutend rudimentär geworden, da sie mit der völligen Umgestaltung des Raupenmundes in den Schmetterlingsmund ihre Function verloren haben. Das einzige active Mundorgan ist der aus den Unterkiefern hervorgegangene Saugrüssel. Die Unterlippentaster sind, wie wir schon wissen, jene ziemlich ansehnlichen, meist stark behaarten Gebilde, zwischen denen der eingerollte Rüssel wie in einer Scheide verborgen liegt.

Nachdem so von Savigny die Homologie der Mundtheile der kauenden Insecten mit denen der Schmetterlinge erwiesen

worden ist, und nachdem gezeigt wurde, dass der Rüssel speciell den Unterkiefern entspreche, macht unser Autor auch noch einige Bemerkungen über den Bau unseres Organes. „Wenn wir zu den eigentlichen Kiefern übergehen, so werden wir sehen, dass sie nicht weniger erkennbar sind. Ihr Stamm ist an den Kopf und an die Unterlippe angeheftet, aber ihr Endtheil ist frei, schlank, zuweilen sehr lang, biegsam, röhrenförmig, aussen abgerundet, innen mit einer Rinne versehen, deren Ränder unmerklich gekerbt sind und welche, indem sie genau zu der Rinne der entsprechenden Lade passen, so einen hohlen Cylinder bilden. Diese beiden vereinigten Laden setzen den Rüssel oder die Zunge der Schmetterlinge zusammen. Dieser Rüssel ist in der Quere fein gestreift und gegen das Ende mit Rauheiten versehen. Er kann sich vermittelst seiner ringförmigen Fasern verlängern, verkürzen oder sich aufrollen.“

Das ist alles Hierhergehörige was Savigny angiebt; aber die seiner Arbeit beigegebenen Zeichnungen bieten uns noch Etwas. Die Rauheiten (*aspérités*) an der Rüsselspitze, in denen wir die „*feuilletts membraneus*“ von Réaumur wiedererkennen, zeichnet Savigny als kleine Cylinder, während sie bei Réaumur in der That wie Blättchen aussehen. Ferner sehen wir auf der Oberseite des Rüssels (Taf. I, Fig. 4) jene „*filets*“ gezeichnet, welche durch ihr Aneinanderlegen den Verschluss der beiden Rüsselhälften herbeiführen; Réaumur giebt keine Zeichnung von denselben. Wir dürfen wohl annehmen, dass der so ungemein sorgfältige Savigny den Bau der Schmetterlingsrüssel noch eingehender untersucht hat wie aus seiner Arbeit erkennbar ist; allein der Zweck seiner Arbeit machte es nicht nöthig genauere Angaben über den Bau unseres Organs zu machen.

Bei Kirby und Spence (Einleitung in die Entomologie oder Elemente der Naturgeschichte der Insecten. 1823. Ausgabe von Oken. Bd. I pag. 434—435) finden wir einige Angaben über unsern Gegenstand. Nach diesen beiden vorzüglichen englischen Entomologen ist der Rüssel der Schmetterlinge knorpelig und besteht ganz bestimmt aus einer Reihe zahlloser, aufeinander folgender Ringe, die durch ebensoviele Muskeln in Bewegung gesetzt werden. Wenn schon auch nicht gesagt wird, ob diese Muskeln Ringmuskeln oder Längsmuskeln sind, so dürfen wir doch wohl annehmen, das erstere gemeint sind. Der mittlere Canal dient zum Saugen, die beiden seitlichen Canäle sind Tracheenstämme. Der mittlere Canal „besteht aus zwei Furchen, die von Vorsprün-

gen der Seitenröhren gebildet werden. Diese Furchen greifen mittelst eines sehr merkwürdigen Apparates von Häkchen, oft wie Riffe einer Federspule, in einander und können entweder zu einer luftdichten Röhre vereinigt, oder augenblicklich getrennt werden, nach dem Belieben des Kerfs.“ (pag. 435.)

In dem „Handbuch der Entomologie“ von Burmeister wird der Schmetterlingsrüssel ebenfalls besprochen. Von den bezüglichen Bemerkungen wollen wir indessen nur die falschen wiedergeben. Nachdem Burmeister gesagt hat, dass durch Aneinanderlegen der beiden Rüsselhälften ein Canal entsteht, fährt er fort: „Auch die fadenförmigen Kiefer sind hohl und stossen mit ihrer Höhle auf den gabelförmigen Anfang der Speiseröhre, so dass die Schmetterlinge gleichsam zwei Mäuler, oder doch zwei getrennte Saugrüssel haben.“ (Bd. I pag. 67.) Und an einer andern Stelle: „Beide Rüssel bilden, aneinander gelegt, einen mittleren Canal, in welchen der Ausgang der Speichelgefässe mündet. Hier ist also die einfache Mundöffnung ganz verschwunden, dagegen finden sich zwei rüsselförmig verlängerte Saugmäuler, in welchen der Blumenhonig . . . aufsteigt.“ (Bd. I pag. 380.). Von den Muskeln des Rüssels, die nach Kirby und Spence wahrscheinlich Ringmuskeln sind, sagt Burmeister: „Bei ihnen (den Schmetterlingen nämlich) verläuft in jeder Hälfte des Rüssels ein doppelter, bandartiger Muskel, welcher die ganze Höhle auskleidet und nur einen mittleren engen Canal übrig lässt.“ (Bd. I pag. 276.)

Nachdem also schon Réaumur, dann Kirby und Spence, deutlich ausgesprochen hatten, dass nur der mittlere Canal zum Aufsaugen des Blumenhonigs diene, dass dagegen die beiden Canäle, welche jede Rüsselhälfte durchziehen, Luftröhren seien, vertritt Burmeister mit aller Entschiedenheit doch noch die entgegengesetzte Ansicht. Er lässt den Honig durch die beiden Tracheen aufsteigen und erklärt den wirklichen Saugcanal für den Ausführungsgang der Speichelgefässe! Dass die Flächen, in denen sich die Ränder der Rüsselhälften berühren, aus einzelnen dicht bei einander stehenden, ineinander greifenden Häkchen bestehen, wie schon Réaumur beschrieben hatte, weiss Burmeister gar nicht; er hat nur eine continuirliche Leiste gesehen, oder was das Wahrscheinlichere ist, er hat gar nicht ordentlich zugesehen. Auch erwähnt er nicht jene „feuilletés membraneuses“ an der Spitze des Rüssels. Im Allgemeinen muss man sagen, dass Burmeister sich um die ältere Literatur wenig gekümmert

zu haben scheint und dass er den Bau des Schmetterlingsrüssels viel weniger genau zu kennen scheint wie beinahe hundert Jahre vor ihm Réaumur¹⁾.

Die nächste Arbeit, welche wir anzuführen haben, bezeichnet einen erfreulichen Fortschritt in der Kenntniss unseres Gegenstandes, wenigstens nach einer Seite hin. Sie rührt von dem englischen Entomologen George Newport (Artikel: Insecta in: Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol. II. 1836—39. pag. 900—902). Genauer beschreibt Newport die Anhänge am freien Ende des Rüssels. „Bei einigen Arten ist das äusserste Ende jeder Maxille längs seines vorderen und seitlichen Randes mit einer grossen Anzahl kleiner Papillen besetzt. Sie sind äusserst entwickelt bei einigen Schmetterlingen, so bei *Vanessa atalanta*, wo sie etwas längliche, tönnchenförmige Körper sind, die mit drei kleineren Papillen endigen, die rund um ihr vorderes Ende angeordnet sind, mit einer vierten, etwas grösser als die andern, in ihrer Mitte stehend. Nach ihrem Bau zu urtheilen und nach dem Umstand, dass sie immer tief in irgend welche Flüssigkeit eingetaucht werden, wenn das Insect Nahrung zu sich nimmt, müssen sie wahrscheinlich als Tastorgane betrachtet werden.“ Die der Beschreibung beigegebene Zeichnung stimmt aber mit ersterer nicht überein. (Fig. 378. 4. c.) Newport sagt, die Papillen endigen in drei Spitzen, zwischen denen noch eine längere vorrage; in der Abbildung (von *Vanessa atalanta*) sind aber im Ganzen nur drei Spitzen angegeben. Wir werden später sehen, dass

¹⁾ Wie lange sich übrigens eine falsche Ansicht halten kann, trotzdem sie längst widerlegt ist, mag Folgendes lehren. Die absolut irrige Meinung Burmeister's, dass die Schmetterlinge den Honig durch die beiden Seitencanäle aufsaugen, wird noch jetzt von einem unserer bedeutendsten Schmetterlingskenner vertreten, nämlich von Dr. A. Speyer in Rhoden. Als ich denselben vor längerer Zeit einmal bat, er möge mir einige Schmetterlinge zur Untersuchung überlassen, schrieb er mir folgendes: „Eine Frage, die mich besonders interessirt, ist die, ob die Schmetterlinge ihre flüssige Nahrung durch die beiden Seitenhälften des Saugers, welche ja bekanntlich hohle Canäle sind, aufnehmen, oder durch den mittleren Canal, welcher durch das Aneinanderlegen jener gebildet wird. Letztere Ansicht findet sich in den Handbüchern der Zoologie von Gerstaecker und Claus ausgesprochen und scheint überhaupt jetzt die gang und gäbe zu sein. Ich zweifle aber sehr, dass sie sich auf genaue Untersuchungen stützt und bin sehr geneigt, die frühere Meinung, dass der Falter ein doppeltes Maul und einen entsprechend gabelförmig getheilten Anfang des Oesophagus habe, für die richtige zu halten.“

weder das Eine noch das Andere ganz richtig ist, sondern dass die Anzahl der Spitzen eine noch grössere ist.

Auch den „filets“ von Réaumur, die durch Aneinanderlagern die Rüsselhälften verschliessen, hat Newport genauere Aufmerksamkeit zugewendet. „Bei Vanessa sind sie sichelförmig und etwas unterhalb der Spitze noch mit einem Zahn versehen. Sie greifen übereinander wie die Zähne gewisser Fische, und wir sind geneigt zu glauben, dass die Spitzen der Haken an einer Rüsselhälfte, wenn das Organ ausgestreckt ist, in kleine Vertiefungen zwischen den Zähnen der entgegengesetzten Seite eingreifen, so dass sie die vordere Oberfläche des Canales bilden.“

Die genauere Beschreibung der Spitzenanhänge und der Häkchen muss man als einen nicht unbedeutenden Vorzug der Arbeit von Newport vor denen seiner Vorgänger betrachten. Was dagegen den Bau der Maxillen selbst anbelangt, so folgt unser Autor den Ansichten von Kirby und Spence. Jede Maxille ist „composed of an immense number of short, transverse, muscular rings“ (pag. 900).

Im Jahre 1853 veröffentlichte Georg Gerstfeldt als Doctor-Dissertation eine vergleichend-anatomische Arbeit „über die Mundtheile der saugenden Insecten“, in welcher auch die Schmetterlingsrüssel ausführlich (pag. 66—74) besprochen werden. Wir wollen Einzelnes aus dieser vortrefflichen Arbeit herausheben. Die Papillen an der Spitze vieler Rüssel, die nach Newport als Tastorgane zu deuten sind, scheinen Gerstfeldt eher den Schüppchen vergleichbar, „welche bei einigen Schmetterlingen die dreigliedrigen Maxillartaster besitzen und die den Flügelschuppen analog sind.“ In der That zeichnet auch Gerstfeldt dieselben ganz ähnlich wie Flügelschuppen, und die folgende Beschreibung ist gleichfalls dem entsprechend. In der Erkenntniss dieser Organe ist unser Verfasser hinter Newport zurückgeblieben. Die Häkchen (filets) dagegen beschreibt er ganz wie Newport.

Dagegen ist Gerstfeldt in einem andern Punkte weiter gekommen. Schon frühere Beobachter hatten auf der Oberfläche der Rüssel eine feine Querstreifung bemerkt; diese ist von Gerstfeldt genauer untersucht worden. „Die äussere convexe Seite jeder Maxille zeigt unzählig viele hornige Querstreifen, die am häufigsten gerade von einer Randleiste zu der anderen verlaufen, sich aber auch oft in zwei oder selbst drei Gabelzinken theilen, und dann und wann durch diese mit den benachbarten Hornbögen zusammenfliessen; sie sind es, die den Rüsselhälften das An-

sehen geben, als ob sie aus einer grossen Anzahl an einander gereihter Ringabtheilungen beständen.“ (pag. 66.)

„Die innere concave Seite der Maxillen ist mit einer zarten, fein quergestreiften Haut ausgekleidet, die von einer Randleiste bis zu der anderen reicht; die Streifen sind dieser Membran eigenthümlich und haben mit den Hornstreifen der äusseren Maxillenhaut Nichts zu thun.“ (pag. 68.) Auf diesen Punkt hat bisher noch Niemand aufmerksam gemacht.

Jede Rüsselhälfte wird nach Gerstfeldt von zwei Längsmuskeln durchzogen, von einem oberen und einem unteren. Von diesen Längsmuskeln sollen sich von Zeit zu Zeit Fasern an einzelne der Hornstreifen der äusseren Wand begeben. Damit ist natürlich die Ansicht, als bestehe der Rüssel aus hintereinander liegenden Ringen, über Bord geworfen.

Da nach Gerstfeldt meines Wissens keine weitere Arbeit erschienen ist, in welcher die Schmetterlingsrüssel den Gegenstand einer ausführlichen Darstellung bilden, so können wir hiermit unsere geschichtliche Einleitung schliessen. Einige specielle Arbeiten über Schmetterlingsrüssel aus der jüngsten Zeit von J. Künckel, Francis Darwin, R. B. Read und mir werden wir später kennen lernen. Wollte ich dieselben an dieser Stelle besprechen, so würde erst eine lange Auseinandersetzung nöthig sein, welche nicht hierher gehört. Desshalb werden wir auf dieselben an geeigneter Stelle eingehen.

Wenn wir nun schliesslich ganz im Allgemeinen festzustellen suchen, was bis auf Gerstfeldt über den Bau des Schmetterlingsrüssels thatsächlich bekannt ist, so dürfte sich etwa Folgendes ergeben. Der Saugrüssel der Schmetterlingsrüssel besteht aus zwei Stücken, welche den Unterkiefern der kauenden Insecten und auch der Schmetterlingsraupen homolog sind. Diese beiden Hälften, auf ihrer äusseren Seite convex, auf ihrer inneren Seite concav, legen sich so aneinander, dass sie eine Röhre bilden, durch welche der Schmetterling den Honig der Blumen aufsaugt. Der Verschluss der beiden Maxillen wird nicht durch das blosse Aneinanderlegen der Ränder bewirkt, sondern durch eine grosse Anzahl längs der Ränder stehender, ineinander greifender Zähne oder Haken. Die Oberfläche der Maxillen ist aussen und innen je mit zahlreichen besonderen hornigen Querstreifen ausgestattet. In jeder Maxille befinden sich zwei übereinander liegende Längsmuskeln, von denen Seitenfasern an verschiedenen jener Hornstreifen der äusseren Wand abgehen. In jede Maxille geht ferner

eine am freien Ende derselben blind endende Tracheenröhre hinein. An der Spitze zahlreicher Schmetterlingsrüssel finden sich eigenthümliche papillenartige Anhänge von tönchenförmiger Gestalt vor, welche in vier Spitzen endigen, von denen die eine die übrigen drei überragt; wahrscheinlich sind es Tastorgane.

Aus dieser gedrängten Uebersicht können wir nun sofort ableiten, was zu einer genauen Kenntniss der Organisation der Schmetterlingsrüssel noch fehlt. Es sind im Wesentlichen etwa folgende Punkte. Genauere Darstellung des Verschlusses der Rüsselhälften, sowohl auf der oberen wie auf der unteren Seite. Eingehendere Untersuchung der Hornstreifen der Oberfläche der Maxillen und Bedeutung derselben für den Rüssel. Darstellung der inneren Muskulatur des Rüssels. Bau und Function der Papillen an der Rüsselspitze bei den verschiedenen Schmetterlingen. Daran würden sich dann noch einige andere Fragen reihen, deren Beantwortung wünschenswerth wäre, oder zu deren Beantwortung doch wenigstens der Versuch gemacht werden müsste. Es sind namentlich zwei. Wie haben wir uns phylogenetisch die Entstehung des Schmetterlingsrüssels zu denken und welche Ursachen haben das allmälige Längerwerden desselben bewirkt? Wie ist die Mechanik des Saugens bei den Schmetterlingen? Mit diesen Bemerkungen ist zugleich das Ziel der vorliegenden Arbeit im Allgemeinen bezeichnet!

II. Gedanken über das phylogenetische Entstehen

und

das allmälige Längerwerden des Schmetterlingsrüssels.

Die Schmetterlinge mit ihren saugenden Mundtheilen stammen, wie das aus ihrer Ontogenese und aus der Vergleichung ihrer Mundtheile mit denen anderer Insecten mit voller Sicherheit hervorgeht, von Insecten mit beissenden oder kauenden Mundtheilen ab. In welcher Weise phylogenetisch aus den beissenden Unterkiefern der wurmähnlichen Vorfahren der Schmetterlinge, die uns noch heute durch die Raupen vorgeführt werden, zuerst ein primitives Saugorgan wurde, das können wir an den heutigen Schmetterlingen leider nicht mehr erkennen. Zwischen jene wurmähnliche Form und die ausgebildeten Schmetterlinge ist eine weitere Entwick-

lungsform ontogenetisch eingeschaltet worden, die Puppe, welche auf keinen Fall unmittelbar auf eine phylogenetische Entwicklungsstufe zurückbezogen werden darf. So wie uns die Schmetterlingspuppen heute entgegentreten, können sie phylogenetisch als selbstständige Thiergruppe niemals existirt haben. Die Schmetterlingspuppen stellen ein Ruhestadium vor, in welchem ontogenetisch die Umformung der wurmähnlichen Entwicklungsstufe der Lepidoptera in die mit Flügeln und allen andern Merkmalen des Imago versehene vor sich geht, in dem also diejenigen Wandlungen, welche einst im Verlauf langer Zeiträume aus der wurmähnlichen Stammform die entwickelte Schmetterlingsgestalt hervorbrachten, in wenigen Monaten nach dem „biogenetischen Grundgesetz“ sich in miniature und in modificirter Form wiederholen. Dass phylogenetisch diese Umwandlung nicht in einem solchen Puppenzustande vor sich gegangen sein kann, sondern vielmehr in freier Form im offenen Kampfe um das Dasein, ist selbstverständlich, da eine selbstständige Thierklasse im Zustande der Schmetterlingspuppen zu den factischen Unmöglichkeiten gehört. Demzufolge werden wir die am Schmetterlings-Organismus während des Puppenstadiums sich ontogenetisch abspielenden äusserst wichtigen Vorgänge als sehr stark cenogenetische betrachten müssen, von denen wir nur sehr vorsichtigen Gebrauch machen dürfen, wenn es sich um Rückschlüsse auf die palingenetische Entwicklung handelt.

Was aber vom Ganzen gilt, das gilt auch von seinen Theilen. Wir werden daher nicht erwarten dürfen, aus dem Studium der Schmetterlingspuppen deutliche Fingerzeige über die Art und Weise zu erlangen, wie aus den beissenden Unterkiefern der wurmähnlichen Stammformen der Schmetterlinge das erste primitive Saugorgan derselben hervorging. In der That ist diese Vermuthung richtig; denn nach den neuen Untersuchungen von Graber (Insecten II. 2 pag. 513) sind die Theile des entwickelten Insectes schon in der sich eben zur Verpuppung anschickenden Raupe angelegt. Untersucht man nämlich das Innere eines solchen Raupenkopfes, so sieht man in demselben die beiden späteren Rüsselhälften in Gestalt von zwei langen, gebogenen Strängen liegen. Wie man diese ontogenetische Thatsache aber phylogenetisch verwenden will, möchte schwer zu sagen sein. Jedenfalls haben wir hier einen sehr stark cenogenetischen Prozess vor uns. Aber vom vergleichend-anatomischen Standpunkte aus können wir sehr wohl einige allgemeine Vorstellungen über diesen

wichtigen Vorgang uns bilden; und das wollen wir denn im Folgenden versuchen.

Zunächst stellt sich uns da ganz naturgemäss die Frage entgegen: Beginn die Umformung der beissenden Unterkiefer in ein Saugorgan schon bei den wurmähnlichen Stammformen, oder erst bei den schon fertigen Schmetterlingen? Es giebt einige wenige Insectenlarven mit saugenden Mundtheilen; dahin gehören z. B. die Larven der Hemerobiden, Myrmecoleontiden und Dytisciden. Allein diese sind für unsern Zweck nicht verwendbar. Das Saugorgan der Schmetterlinge hat sich als Anpassung an die Gewinnung von Blumnahrung, u. z. des Nectars der Blumen, entwickelt. Das ist bei jenen Larven nicht der Fall. Das Wichtigste aber ist, dass die Imagines jener Larven nicht saugende, sondern kauende Mundwerkzeuge besitzen. Daraus ergibt sich, dass wir es hier nur mit secundären Anpassungen der Larven selbst zu thun haben. Und da ferner Schmetterlingsraupen mit saugenden Mundwerkzeugen nicht bekannt sind, so ist auch nicht anzunehmen, dass das Saugorgan schon bei ihnen entstanden sei; vielmehr wird es sich erst bei den schon fertigen Schmetterlingen entwickelt haben.

Da wir aus einem Vergleich der jetzt lebenden Schmetterlinge keine sicheren Anhaltspunkte für die Art jener Entwicklung gewinnen können, so wollen wir uns einmal an die mutmaasslichen Stammeltern der Schmetterlinge wenden. Als diese haben sich in der letzten Zeit mit immer steigender Gewissheit die Phryganiden herausgestellt. Die Gründe für diese im höchsten Grade wahrscheinliche Stammverwandtschaft will ich hier nicht erörtern; ich verweise einfach auf verschiedene Arbeiten von H. Müller und A. Speyer. Die Mundtheile der Phryganiden lassen noch deutlich den Typus der kauenden Insecten erkennen; aber ihrer physiologischen Function nach sind sie ausschliesslich saugend, so dass wir hier die Natur gewissermaassen bei der Umbildung ertappen. Die Oberkiefer sind schon stark rudimentär. Die in die Länge gestreckte, meist lanzettförmige Oberlippe ist auf ihrer Unterseite mit einer Längsrinne versehen. Die Unterlippe ist gleichfalls verlängert und an ihrem vorderen, freien Ende löffelförmig gestaltet; ausserdem ist sie ähnlich wie die Oberlippe, nur natürlich auf ihrer oberen Seite, mit einer zum Munde führenden Längsrinne versehen. Die Unterkiefer sind mit ihrem Stammtheil mit dem Basaltheil der Unterlippe fest verwachsen, während die Laden frei sind und eine lappenförmige Gestalt ha-

ben. Oberlippe und Unterlippe stehen sich gegenüber, und indem nun die beiden sich gleichfalls gegenüber stehenden Unterkiefer seitlich hinzutreten, entsteht das einfache Saugrohr der Phryganiden.

Aus diesem nur in seinen allgemeinen Umrissen angedeuteten Befunde dürfen wir unter Voraussetzung der Richtigkeit der Annahme von der Stammverwandschaft der Lepidoptera und Phryganiden wohl annehmen, dass bei der Umformung der kauenden Mundtheile der Urschmetterlinge in saugende sich zunächst nicht nur die Unterkiefer allein betheiligten, sondern auch noch Unterlippe und Oberlippe. Da nun aber bei den entwickelten Schmetterlingen das Saugorgan allein aus den umgewandelten Unterkiefern besteht, so müssen nachträglich Unterlippe und Oberlippe ihre Betheiligung an der Zusammensetzung des Saugapparates aufgegeben haben. Die beiden Lippen wurden zum Aufbau des Saugorganes überflüssig, wenn die Unterkieferladen etwas näher zusammentraten und wenn ihre oberen und untern Ränder sich soweit gegeneinander bogen, bis sie mit einander in Berührung traten. In diesem Falle war aus den Unterkiefern allein eine Röhre gebildet.

Was lässt sich nun etwa zu Gunsten einer solchen Veränderung, wie sie in den Mundtheilen der Urschmetterlinge nach meiner Auffassung eingetreten sein muss, angeben? Aus der Darwin'schen Selectionstheorie geht unmittelbar hervor, dass nur solche Abänderungen Aussicht haben im Kampfe um das Dasein durch natürliche Züchtung erhalten zu werden, welche dem Individuum oder der Art vortheilhaft sind. Nehmen wir die ange deutete Veränderung in den im Entstehen begriffenen saugenden Mundtheilen der Urschmetterlinge an, so handelt es sich nun für uns darum, zu zeigen, ob und welche Vorthelle dieselbe für die Thiere mit sich brachte. Ich glaube, es lassen sich hinreichend genug Vorthelle auffinden, um die Annahme der angegebenen Veränderung als nicht zu gewagt erscheinen und damit die vermuthete Entwicklung der Mundtheile der Schmetterlinge als wahrscheinlich stattgefunden annehmen zu lassen.

Zunächst ist hervorzuheben, dass durch die Ausschaltung der Oberlippe und Unterlippe aus dem Apparat eine ganz bedeutende Vereinfachung desselben herbeigeführt wurde. Als der Saugapparat sich noch aus der Oberlippe, den beiden Unterkiefern und aus der Unterlippe zusammensetzte, musste der Verschluss zu einer Röhre natürlich an vier Linien hergestellt werden. Jetzt,

nach Ausfall der beiden Lippen, wird der Verschluss an nur zwei Linien bewirkt, jedenfalls eine grosse und vortheilhafte Vereinfachung; denn mit je geringeren Mitteln ein und derselbe Zweck erreicht werden kann, um so besser ist es natürlich für den Besitzer. Demgemäss wurde jede Abänderung in den Mundtheilen der Urschmetterlinge, welche darauf hinzielte, die Unterkiefer einander zu nähern, sich erhalten; und da in demselben Maasse, wie diese Annäherung stattfand, Unterlippe und Oberlippe entbehrlich wurden, so wurden diese allmählig immer mehr rückgebildet; denn eine allmählig fortschreitende Functionslosigkeit eines Organes hat immer eine in demselben Verhältniss eintretende morphologische Verkümmern im Gefolge. Auf Kosten dieser Verkümmern konnten sich aber die Unterkiefer ihrerseits mächtiger entwickeln; denn es ist ja ein allgemeines Gesetz, dass, wenn gewisse Organe eingehen, andere zunehmen, die früher dem betreffenden Organ zukommende, jetzt nicht mehr an dieser Stelle gebrauchte Bildungsmasse wird von andern Organen zu ihrem eigenen Vortheil in Anspruch genommen. Noch einen Gesichtspunkt möchte ich hier geltend machen. Die Lebensweise der Schmetterlinge ist eine äusserst einseitige, da sie ausschliesslich von flüssiger Nahrung leben und diese ausserdem noch stets den Blumen (mit wenigen Ausnahmen allerdings auch den Früchten) entnehmen. Je einseitiger daher das dem Zweck der Nahrungsaufnahme dienende Organ sich entwickelte, um so sicherer wurde natürlich die Aussicht auf eine erspriessliche Erlangung jenes Nahrungssaftes, d. h. um so mehr Vortheile brachte eine solche Entwicklung dem betreffenden Thier. Ein Apparat, welcher nur einem Zwecke dient, kann aber diesen Zweck viel vollkommener erfüllen, als ein anderer Apparat, welcher zugleich noch andere Arbeiten auszuführen hat. In der That haben denn auch die Schmetterlinge, was die Ausbeutung der Honig führenden Blumen anbelangt, alle andern Insecten weit hinter sich gelassen, wie das aus einer einfachen Vergleichung der Rüssellängen bei den verschiedenen Blumen besuchenden Insecten unmittelbar hervorgeht. Da nun aber ein einfacher Apparat zur Entwicklung nach einer einzigen Richtung augenscheinlich vielmehr Chancen für sich hat als ein complicirter Mechanismus, so wird es auch von diesem Gesichtspunkte aus annehmbar erscheinen, dass eine Veränderung, wie sie oben vermuthet wurde, thatsächlich stattgefunden hat. Es darf natürlich nicht vergessen werden, dass nachträglich in dem ursprünglich einfachen Mechanismus complicirte secundäre

Bildungen auftreten können. Als solche wären in unserm Fall namentlich der Verschluss der Rüsselhälfen und die Papillen an der Rüsselspitze anzuführen. Allein diese secundären Zuthaten kommen hier gar nicht in Betracht, da sie die ursprüngliche Bestimmung des Organes keineswegs verändern oder gar compliciren.

Ich habe schon im Eingang dieses Abschnittes darauf hingewiesen, dass wir nicht im Stande sind, aus einer blossen Vergleichung der Mundtheile jetzt lebender Schmetterlinge die phylogenetische Entstehung des Saugrüssels abzuleiten. Allerdings giebt es zahlreiche Schmetterlinge mit sehr verkümmerten Mundwerkzeugen. Bei einigen Schmetterlingen bestehen dieselben lediglich aus höchst unscheinbaren Wärzchen. Da aber mit diesen Wärzchen absolut keine Saugarbeit verrichtet werden kann, so müssen wir annehmen, dass dieser Zustand der Mundwerkzeuge kein ursprünglicher, d. h. nicht der Anfang zu einer neuen Entwicklung ist, sondern vielmehr ein im höchsten Grade rückgebildeter, d. h. das Ende einer rückschreitenden Entwicklung. Organe, welche absolut keine Function haben, sind wohl immer als rückgebildet zu betrachten, während, wenn sie noch eine Function ausüben, und sei es auch eine nur unbedeutende, man immer in Zweifel sein kann, ob man es mit dem Anfang oder Ende einer Entwicklung zu thun hat. So darf man denn auch nicht sagen, dass alle Schmetterlinge mit rudimentärem Saugorgan rückgebildete Entwicklungsstufen darstellten. Eine eingehende vergleichende Untersuchung der hierher gehörenden Schmetterlinge müsste diesen Punkt aufhellen. Vielleicht liessen sich dann auch noch Anhaltspunkte für die Beantwortung der Frage nach der phylogenetischen Entstehung der Schmetterlingsrüssel gewinnen. Bisher sind aber solche Untersuchungen noch nicht angestellt worden und mir selbst hat es an Material dazu gefehlt. Es wäre aber wünschenswerth, wenn derartige Untersuchungen recht bald in ausgedehntester Weise ausgeführt würden!

Auf den vorhergehenden Zeilen glaube ich es einigermaassen verständlich gemacht zu haben, wie wir uns die Entstehung des Saugapparates der Schmetterlinge mit Zuhülfenahme der allerdings sehr spärlichen in der jetzigen Insectenwelt (soweit mir bekannt) gegebenen Daten vorstellen dürfen. Es ist, wie Jedermann weiss, immer misslich, sich in derartige Speculationen einzulassen, zumal wenn so wenig thatsächliche Anhaltspunkte vorhanden sind wie in unserm Falle. Ein Umstand aber scheint mir doch gerade hier eine solche phylogenetische Betrachtung zu rechtfertigen. Der

Saugapparat ist von allen Mundtheilen der Insecten, die doch so sehr mannigfaltig sind, der einfachste und einseitigste. Diese Einseitigkeit und Einfachheit in der Ausbildung der fertigen Form lässt auch auf eine einfache Entwicklung zurückschliessen; und eine einfache Entwicklung lässt sich natürlich leichter construiren als eine complicirte. In der That haben wir gesehen, dass die Entwicklung des Rüssels der Schmetterlinge wahrscheinlich eine sehr einfache war.

Nachdem wir versucht haben, uns eine klare Vorstellung von der ersten Entstehung des Saugrüssels der Schmetterlinge zu machen, wenden wir uns zur Aufsuchung derjenigen Ursachen, welche das allmälige Längerwerden des Rüssels bewirkt haben. Durch die umfassenden Untersuchungen, die in den letzten Jahren, namentlich von H. Müller, auf dem grossen Gebiete der „Befruchtung der Blumen durch Insecten“ angestellt worden sind, hat sich mit immer zunehmender Gewissheit herausgestellt, dass gewisse Eigenthümlichkeiten der Blumen und gewisse Eigenthümlichkeiten der die Blumen besuchenden Insecten in gegenseitiger Anpassung aneinander sich entwickelt haben. Da die Insecten auf den Blumen entweder Honig oder Blüthenstaub, oder beides zugleich suchen, so werden sich bei ihnen Anpassungen finden, welche sich auf die Gewinnung dieser Stoffe beziehen. Bei den nur Honig saugenden Schmetterlingen haben wir in dem Saugrüssel eine solche Anpassung. Die Verlängerung des Schmetterlingsrüssels ist in gegenseitiger Anpassung mit der allmäligen Ausbildung der Honigbehälter gewisser Blumen vor sich gegangen. Diesen Satz wollen wir durch eine kleine Betrachtung klar zu machen suchen. Die ursprünglichen Insectenblumen waren, wie das H. Müller in ausgezeichnete Weise zu entwickeln verstanden hat (Kosmos, Bd. III), einfache offene Blumen mit freiliegendem, allerdings durch eine besondere Vorrichtung (Saftdecke) geschütztem Honig. Die jetzigen Schmetterlinge sind im Allgemeinen solchen Blumen angepasst, deren Honig sich in langen Nectarien aufgespeichert vorfindet. Wir werden also zunächst zu untersuchen haben, welchen Vortheil es für die Blume mit sich brachte, wenn ihr Honig in eine kleine Vertiefung, den Anfang einer Röhre, eingeschlossen wurde. Offenbar konnte eine grössere Menge von Honig sich ansammeln und gleichzeitig war derselbe sowohl gegen Regen mehr geschützt, als auch gegen den Raub solcher Insecten, welche der Blume nicht den Dienst der Befruchtung zu leisten vermochten. Eine Anzahl unnützer Gäste wurde also bald

vom Besuch dieser Blumen ausgeschlossen. Aber auch der Blume nützliche Insecten würden ausgeschlossen werden, weil sie mit ihren kurzen Mundwerkzeugen den tiefer liegenden Honig nicht mehr erreichen konnten. Das scheint zunächst ein Nachtheil für die Blume zu sein. Nehmen wir nun aber an, es seien Schmetterlinge mit längeren Rüsseln aufgetreten, welche im Stande waren, den in einer Röhre geborgenen Honig zu erreichen! Diese Schmetterlinge würden bald den Vortheil, den diese Blumen mit verborgenem Honig für sie hatten, erkennen und diese nun um so eifriger besuchen. Die Schmetterlinge bekamen also in den entstandenen Nectarien ausgiebigere Nahrungsquellen, da die kurzrüsseligeren Concurrenten fehlten; und die Blumen erhielten in den Schmetterlingen mit längeren Rüsseln stete Gäste, deren regelmässiger Besuch ihnen hinreichend Fremdbefruchtung sicherte. So erwiesen sich also die beiden Variationen, die neu entstandenen Honigröhren und die verlängerten Rüssel, gegenseitig als vortheilhaft; in Folge dessen würden sie sich im Kampfe um das Dasein erhalten. Nachdem aber dieser ursächliche Zusammenhang zwischen Honigröhren und Rüsseln sich einmal als vortheilhaft herausgestellt hatte, musste er sich naturnothwendig erhalten und gleichzeitig musste sich die einmal eingeschlagene Entwicklungsrichtung weitertreiben, da ja stets dieselben Vortheile für beide Parteien, u. z. in immer gesteigertem Maasse, vorhanden waren. Auf der einen Seite entwickelten sich also Schmetterlinge mit immer längerem Saugrüssel, die immer mehr Concurrenten aus dem Felde schlugen; auf der anderen Seite entstanden Blumen mit immer längeren Honigröhren, wodurch immer weitere Kreise von Insecten mit unzulänglich langem Rüssel von dem Besuch der betreffenden Blumen ausgeschlossen wurden.

Mit diesen kurzen Andeutungen müssen wir es hier bewenden lassen; ich wollte diesen Gegenstand nur erwähnt haben. Im Uebrigen verweise ich auf die Arbeiten H. Müller's.

Auf den folgenden Zeilen soll jetzt der Bau des Schmetterlingsrüssels einer eingehenderen Betrachtung unterzogen werden. Da wir mit dem allgemeinen Bau unseres Organes schon aus der geschichtlichen Einleitung her bekannt sind, so ist es überflüssig, hier nochmals darauf zurückzukommen. Ich gehe daher gleich zu denjenigen neuen Untersuchungen über, welche ich selbst über verschiedene Punkte im Bau des Schmetterlingsrüssels angestellt habe und durch welche, wie ich glaube, ein Schritt weiter gethan

wird in der Kenntniss dieses für den Schmetterling so wichtigen Organes.

II. Die Querstreifung auf der Rüsseloberfläche.

Schon Réaumur hatte beobachtet, dass die Oberfläche des Rüssels fein quergestreift erscheine. Spätere Beobachter, namentlich Kirby und Spence und Newport, erklärten diese Querstreifen für den äusseren Ausdruck von den Rüssel zusammensetzenden Ringen, denen im Innern dann meistens ebensoviele Ringmuskeln entsprechen sollten. Dieser ganz irrigen Ansicht trat meines Wissens zuerst Gerstfeldt entgegen, indem er sagt, diese Querstreifen gäben dem Rüssel nur das Ansehen, als wenn er aus Ringabtheilungen bestände. Gerstfeldt war auch der Erste, der eine genauere Untersuchung dieser Querstreifen oder „Hornbögen“, wie er sie nennt, vornahm, worüber ich schon in der geschichtlichen Einleitung berichtet habe. Allein da er nur ganz allgemeine Angaben macht, und da in der That eine ziemlich grosse Mannigfaltigkeit in der Form der Hornbögen vorhanden zu sein scheint, und da endlich bisher noch Niemand die Bedeutung dieser Bildungen für den Rüssel erörtert hat, so mag es sich wohl der Mühe lohnen, wenn wir einen Augenblick bei diesem Theil des Schmetterlingsrüssels verweilen.

Was zunächst den Stoff anbelangt, aus dem diese sogenannten „Hornbögen“ bestehen, so ist derselbe natürlich keine echte Hornsubstanz, sondern Chitin, jene Masse, aus der alle Skelettheile des Insectenkörpers sich zum überwiegenden Theile aufbauen. Wir wollen die Hornbögen daher in der Folge als „Chitinleisten“ bezeichnen.

Wie Gerstfeldt ganz richtig bemerkt, laufen die Chitinleisten von einer Randleiste (Randleisten heissen die Ränder der Halbkanäle jeder Maxille) direct zur andern, d. h. sie umspannen die äussere convexe Oberfläche der Rüsselhälften, während die innere, concave Oberfläche, die Halbrinne, ihre eigenen Chitinleisten besitzt. In den meisten Fällen scheinen die Leisten die Oberfläche in der Weise zu umziehen, dass eine durch ihren Verlauf gelegte Ebene senkrecht zur Längsaxe des Rüssels steht. Manchmal dagegen machen auch die Leisten auf der Rüsseloberfläche einen mehr oder weniger spitzen Winkel während ihres Verlaufes, wie das wohl zuerst von Francis Darwin bei Ophi-

deres *fullonica* beobachtet worden ist (Quarterly Journal of microscopical Science. Vol. XV. New. Ser. pag. 389).

In Betreff des allgemeinen Vorkommens der Chitinleisten ist zu sagen, dass sie in mehr oder minder starker Ausbildung wohl allen entwickelten Rüsseln zuzukommen scheinen, wenngleich sie bei einigen auch nur kaum angedeutet sind. Wie sich die ganz rudimentären Rüssel in dieser Hinsicht verhalten, vermag ich nicht anzugeben, da ich dieselben daraufhin nicht untersucht habe. Die Stärke der Chitinleisten ist bei verschiedenen Schmetterlingen eine sehr verschiedene. Da sie zum grössten Theil die Festigkeit des Rüssels bedingen, so wird man im Allgemeinen sagen dürfen, dass die Chitinleisten um so dicker und stärker sind, je kräftiger und widerstandsfähiger der Rüssel ist. So sind bei den Rüsseln derjenigen Schmetterlinge, welche nicht nur den aufgespeicherten freien Honig der Blumen saugen, sondern pflanzliches Gewebe zur Erlangung des in demselben enthaltenen Saftes anbohren, die Chitinleisten sehr dick, bedeutend stärker wie bei den Rüsseln der Schmetterlinge der ersteren Art. Die Chitinleisten sind nicht gleichmässig über die ganze Oberfläche des Rüssels vertheilt; an der Spitze namentlich sind sie in der Regel viel weniger zahlreich und ausgebildet als weiter hinten am Rüssel. Ein Grund davon ist wohl folgender. Wie wir später eingehend erfahren werden, ist die Spitze der meisten Schmetterlingsrüssel mit oft sehr zahlreichen papillenartigen Anhängen besetzt. Diese nehmen durch ihre Ansatzstellen einen bedeutenden Platz ein, so dass dann der Raum für die Chitinleisten sehr eingeschränkt ist. Einen noch anderen Grund werden wir nachher kennen lernen, wenn von der Bedeutung der Chitinleisten überhaupt die Rede sein wird.

Bisher habe ich immer nur von Chitinleisten gesprochen. Es könnte demnach scheinen, als wenn die gedachten Bildungen in allen Fällen continuirliche Leisten oder Stränge wären. Das ist aber keineswegs der Fall; vielmehr kommen auch noch andere Formen vor. Sehr oft finden sich Unterbrechungen, so dass dann eine Leiste aus mehreren hintereinander liegenden Stücken besteht. Diese Auflösung der continuirlichen Leisten in gesonderte Abschnitte kann mitunter so weit gehen, dass eine solche Leiste aus sehr vielen kleinen, unregelmässig rundlichen oder ovalen Chitinflecken zusammengesetzt erscheint. An vielen Rüsseln kann man auch beobachten, dass beide Extreme (einzelne Flecke und continuirliche Leisten) ganz allmählig in einander übergehen. Ein

ausgezeichnetes Beispiel dieser Art bieten uns die Rüssel unserer gewöhnlichen Weisslinge, *Pieris*, die wir uns daher etwas genauer ansehen wollen. Untersucht man die Spitze des Rüssels, so sieht man, dass auf der Oberfläche zahlreiche kleine schwarze Chitinflecke ziemlich dicht bei einander stehen (Fig. 1). Bei sorgfältiger Betrachtung dieser Flecke wird man bald erkennen, dass dieselben eine gewisse Regelmässigkeit in der Anordnung zeigen, so zwar, dass sie deutlich das Bestreben kundgeben, Querreihen zu bilden.

Sehen wir uns jetzt ein Oberflächenstück an, welches weiter der Basis des Rüssels zu liegt, so wird das Bild ein wenig verändert (Fig. 2). Zunächst erblicken wir wieder die kleinen Chitinflecke; daneben aber erscheinen einzelne längere Streifen. Es sind also offenbar einige jener in einer Reihe hintereinander gelagerter Stücke zu längeren Streifen mit einander verschmolzen. Je mehr wir uns der Basis des Rüssels nähern, um so mehr Chitinflecke verschmelzen mit einander, und um so länger werden die dadurch entstandenen Streifen, bis schliesslich an Stelle der einzelnen Flecke continuirliche Leisten getreten sind (Fig. 3).

Schon Gerstfeldt hat, wie wir aus der geschichtlichen Einleitung wissen, darauf aufmerksam gemacht, dass die Chitinleisten nicht immer einfach sind, sondern sich oft gabelzinkig theilen. Dabei will ich bemerken, dass, wo solche Theilungen vorkommen, immer nur zwei Zinken vorhanden sind, niemals aber, wie Gerstfeldt angiebt, auch drei; ich habe wenigstens nie mehr als zwei gefunden, und Gerstfeldt sagt uns leider auch nicht, wo er drei Zinken angetroffen hat. In einzelnen Fällen beobachtet man in dem Raum, welchen die beiden Zinken zwischen sich lassen, noch ein Chitinstück von entsprechender Länge (Fig. 13). Während aber dieses Vorkommen nicht gerade sehr häufig ist, da die Zinken meist sehr dicht zusammen stehen, kann man dagegen eine andere Modifikation sehr häufig beobachten. Da von einer mathematischen Regelmässigkeit der Anordnung der Chitinleisten in Parallelreihen natürlich nicht die Rede ist, so finden sich oft benachbarte Leisten, welche in einem Theil ihres Verlaufes bedeutend weiter auseinanderstehen als im andern. In solchen Fällen tritt dann zwischen die auseinander gerückten Theile der Leisten regelmässig ein Chitinstreifen von entsprechender Länge, d. h. derselbe reicht bis zu dem Punkte, von wo an die benachbarten Leisten sich wieder näher treten. Natürlich berührt der eingeschobene Streifen keine der Hauptleisten.

Die angedeuteten Verhältnisse, namentlich die unzusammenhängenden Chitinflecke und die Unregelmässigkeiten in der Anordnung der Leisten zeigen auf's Unzweideutigste, dass die Chitinleisten absolut nicht der äussere Ausdruck von den Rüssel zusammensetzenden Ringen sein können. Was sollen wir bei dieser Vorstellung mit den Gabelzinken anfangen oder gar mit jenen kleinen Streifen, welche zwischen einen Theil des Verlaufes ganzer Leisten eingeschaltet sind? Eine einfache genaue Betrachtung der Querstreifung der Rüsseloberfläche hätte also sofort die Unrichtigkeit der Vermuthung ergeben müssen, welche man gerade aus derselben über den Bau des Rüssels ableitete, dass er nämlich aus Ringen aufgebaut sei.

Woher rühren die besprochenen Unregelmässigkeiten in der Anordnung der Chitinleisten? Wir erinnern uns, das schon bei den einzelnen Chitinflecken an der Rüsselspitze (Fig. 1) das Bestreben einer Anordnung in Querreihen unverkennbar war. Aber wie ein Blick auf die Figur lehrt, ist die Anordnung weit davon entfernt regelmässig zu sein. Würde in unserer Figur, die mit dem Prisma gezeichnet wurde und die also die gegenseitige Lagerung der Chitinstücke getreu wiedergiebt, eine Verschmelzung hintereinander gelegener Stücke eintreten, so würden beispielsweise bei *a*, *b* und *c* aller Wahrscheinlichkeit nach Gabelzinken entstehen; bei *a* würde ausserdem in der Zinke noch ein Chitinstück zu liegen kommen. Bei *b* könnte indess auch ebensogut der andere Fall eintreten; kurz hier stehen die verschiedenen Möglichkeiten noch sehr offen. Die Unregelmässigkeiten in der Anordnung der ausgebildeten Leisten sind also schon durch Unregelmässigkeit der Anlage bedingt.

Die auf dem Rüssel stets vorhandenen Haare werden in der Regel von den Chitinleisten umfasst, so zwar, dass die Ränder der Leisten nicht mit der chitinösen Basalumhüllung der Haare in Verbindung treten. Indessen kommt es auch vor, dass Haare in den Chitinleisten selbst wurzeln; dies ist gewöhnlich dann der Fall, wenn die Chitinleisten sehr breit sind. Immer ist aber auch in diesen Fällen noch deutlich die Basalumhüllung der Haare von der Chitinleiste zu unterscheiden. In einem späteren Abschnitt werden wir auf diesen Punkt noch einmal zurückzukommen haben.

In ähnlicher Weise wie bei *Pieris* können wir die allmähliche Ausbildung continuirlicher Chitinleisten aus der Verschmelzung ursprünglich getrennter, einzelner Stücke, von der Spitze anfangend und zur Basis fortschreitend, bei *Vanessa* verfolgen. Die einzelnen

Radien sind aber hier bei Weitem nicht so deutlich ausgeprägt, wie bei *Pieris*, da schon an der Spitze einmal die einzelnen Chitinstücke bedeutend grösser sind, und sodann viel näher bei einander stehen. Ja manchmal scheint es bei *Vanessa* auch vorzukommen, dass die Vereinigung der einzelnen Chitinstücke zu continuirlichen Leisten gar nicht vollständig zu Stande kommt. So finde ich, dass bei *Vanessa Cardui* die Querreihen nie vollständig sind, sondern dass auf einer Seite, u. z. auf der oberen Rüsselseite, immer noch einzelne unverbundene Stücke sich vorfinden.

Es giebt also Rüssel, bei denen es nur zu einer unvollkommenen Vereinigung der einzelnen Chitinstücke zu continuirlichen Leisten kommt. Diesen gegenüber giebt es aber auch solche Rüssel, bei denen das gerade Gegentheil statt hat, bei denen einzelne unverbundene Chitinstücke überhaupt nicht mehr anzutreffen sind. Von der Spitze an bis zur Basis bemerkt man nur continuirliche Leisten. Diese Form scheint ziemlich häufig vorzukommen.

Wir haben jetzt eine Erscheinung zu besprechen, die uns zu einer kleinen Erwägung über die Entstehungsart der Chitinleisten führen wird. Soweit meine bisherigen Erfahrungen reichen, sind in den meisten Fällen die Ränder der Chitinleisten einfache, freilich mehr oder weniger gekrümmte Linien. (Vergl. *Pieris* oder *Heliconius*). In andern Fällen sind dagegen die Ränder nicht glatt, sondern eingeschnitten, gekerbt, u. z. entweder nur auf einer Seite, oder auf beiden. In letzterem Falle sieht die Leiste dann perl-schnurartig aus. Auf einer Seite gekerbt sind die Ränder der Chitinleisten z. B. von *Egybolis Vaillantina*. Die Einkerbungen finden sich an der der Rüsselspitze zugekehrten Seite der Leisten. Uebrigens scheint dieser Fall sehr selten vorzukommen; denn ich erinnere mich nicht, demselben bei noch andern Schmetterlingen begegnet zu sein.

Bei *Argynnis* sind die Chitinleisten an der Spitze und in der Nähe derselben mit einfachen Rändern versehen (Fig. 5, 6). Weiter der Basis zu aber sehen wir an denselben nach und nach seitliche Einschnürungen auftreten, bis schliesslich eine zierliche Perl-schnurform vor uns liegt (Fig. 7). Bei dieser Bildung bleibt es aber nicht; denn wenn wir den Rüssel noch weiter hinten untersuchen, etwas über die Mitte seiner Länge hinaus (von der Spitze zur Basis hin gerechnet), so sehen wir, dass die perl-schnurartigen Leisten sich zum Theil wieder in einzelne, ovale Stücke aufgelöst haben, und schliesslich wird diese Auflösung auch vollständig (Fig. 8). Am Rüssel von *Arge Galathea* geht dies nicht so weit;

wohl sind die Einschnürungen schon durch die ganze Breite der Leisten gegangen, aber die einzelnen Stücke sind noch nicht auseinander gerückt, resp. einzelne sind noch nicht aus der Reihe geschwunden. Vergleichen wir den Rüssel von *Pieris* mit dem von *Argynnis*, indem wir bei Betrachtung beider an der Spitze anfangen und von da zur Basis fortschreiten, so bekommen wir bei beiden im Wesentlichen dieselben Bilder, nur bei dem einen Rüssel in umgekehrter Reihenfolge wie bei dem andern.

Wie sind nun diese Bilder zu deuten? Bei *Pieris* haben wir sie stillschweigend so gedeutet, als hätten wir es mit einem Prozess der Verschmelzung zu thun, der an der Basis des Rüssels angefangen habe und von dort zur Spitze fortgeschritten sei. Das Resultat dieses Vorganges war dann das Entstehen kontinuierlicher Leisten aus ursprünglich getrennten Stücken. Nehmen wir auch bei *Argynnis* einen solchen Prozess der Verschmelzung an, so müssen wir denselben offenbar in der umgekehrten Richtung haben vor sich gehen lassen wie bei *Pieris*. Aber vielleicht lassen die Bilder bei *Argynnis* noch eine andere Deutung zu. Möglicher Weise könnten wir es gar nicht mit einer Verschmelzung ursprünglicher getrennter Stücke zu thun haben, sondern vielmehr mit einer Auflösung ursprünglich zusammenhängender Leisten in einzelne Stücke. Dafür würde man unter Umständen die beiderseitigen Einkerbungen in's Feld führen dürfen, namentlich auch die Form bei *Arge Galathea*, wo die einzelnen Stücke schon deutlich getrennt sind, nur noch dicht aneinander liegen. Allein eine solche Auflösung anstatt der Verschmelzung angenommen, wesshalb finden wir denn nicht auch bei *Pieris* jene perlschnurartige Form der Leisten vor?

Es scheint mir fast, als ob sich eine einheitliche Auffassung dieser Vorgänge gar nicht gewinnen liesse; wenigstens gestatten die bisherigen Beobachtungen eine solche nicht. Wollten wir für alle Fälle eine Verschmelzung ursprünglicher Einzelstücke annehmen, so müssten wir uns vorstellen, der Prozess sei bei den verschiedenen Schmetterlingen bald an der Rüsselbasis (*Pieris*), bald an der Spitze angefangen (*Argynnis*). Bei Annahme einer Auflösung ganzer Leisten in Einzelstücke müssten wir den Vorgang bei den betreffenden Schmetterlingen dann genau in der umgekehrten Richtung vor sich gehen lassen. Wollen wir aber die Richtung der Vorgänge einheitlich auffassen, so müssen wir zwei verschiedene Prozesse annehmen. Ich weiss nicht, welche Auffassung etwa den Vorzug verdienen möchte. In Anbetracht der an-

gedeuteten, ziemlich verwickelten Verhältnisse wird es vorläufig wohl das Beste sein, auf eine einheitliche Auffassung Verzicht zu leisten und anzunehmen, dass die besprochenen Bildungen bei den verschiedenen Schmetterlingen auf verschiedene Weise zu Stande gekommen sind. Vielleicht vermögen umfassendere Untersuchungen als ich sie bisher anstellen konnte, die jetzt vorhandenen unvereinbar scheinenden Gegensätze aufzuheben.

Nun sei es mir gestattet, schliesslich noch einige besondere Formen der Chitinleisten vorzuführen. Sehr eigenthümlich sind diejenigen auf dem Rüssel von *Agraulis Juno* (Fig. 9). Wir bemerken da auf den ersten Blick zwei verschiedene Arten, nämlich schmale und breite; beide Formen wechseln in grösster Regelmässigkeit mit einander ab. Die schmalen Leisten sind von der gewöhnlichen Art, mit ganzen Rändern; sie zeigen, wie es scheint, niemals eine Gabelung. Die andern Formen beginnen auf der unteren Rüsselhälfte als einfache breite Leisten und bleiben so etwa bis zwei Drittel ihrer Länge. Dann werden sie nach und nach breiter, indem ihre Umrisse gleichzeitig sehr unregelmässig werden. Innerhalb dieser verbreiterten, mit zahlreichen Ausbuchtungen versehenen Enden bleiben gewöhnlich einzelne Stellen chitinfrei; so kommen mitunter ganz zierliche Bildungen zu Stande. Wie diese eigenthümliche Zusammenstellung von regelmässig mit einander abwechselnden schmalen und breiten Chitinleisten etwa entstanden sein mag, und wie jene chitinfreien Stellen in den verbreiterten Enden hervorgebracht sein mögen, darüber vermag ich leider keinen näheren Aufschluss zu geben. An dem einzigen, in meinem Besitz befindlichen Rüssel liess sich durch Vergleichung verschiedener Stellen des Rüssels kein Anhaltspunkt für eine Erklärung gewinnen. Uebrigens finden sich ähnliche Zusammenstellungen von breiteren und schmäleren Leisten auch noch bei einigen andern Schmetterlingen, nur nicht in so ausgeprägter Weise wie bei *Agraulis Juno*.

Eine andere Bildung bietet uns *Anartia Amalthea* (Fig. 10). Wir sehen sehr feine, meist gut parallel laufende Chitinleisten. In den zwischen denselben befindlichen Feldern liegen einreihig angeordnet zahlreiche unregelmässig gestaltete Chitinstücke. Würden diese Stücke mit einander verschmelzen, so hätten wir auch hier eine Abwechselung von breiten und schmalen Leisten. Vielleicht sind die Bildungen bei *Agraulis Juno* ähnlich entstanden.

Der Bildung bei *Anartia Amalthea* nahestehend ist die bei *Epicalia Numilia* (Fig. 11), nur mit dem Unterschiede, dass die in

den Feldern liegenden Chitinstücke nicht unregelmässig gestaltet sind, sondern die Form eines spitzen Dreiecks besitzen, dessen Spitze sich ein wenig über die Rüsseloberfläche zu erheben scheint. Die Spitzen der Dreiecke sind sämmtlich der Rüsselbasis zugerichtet. Bei andern Schmetterlingen werden diese Dreiecke zu sehr feinen kleinen Stacheln.

Aus den gemachten Angaben geht wohl zur Genüge hervor, dass in der äusseren Form der Chitinleisten eine ziemliche Mannigfaltigkeit herrscht, und sicherlich ist dieselbe noch weit grösser, wie es nach dem Vorstehenden scheinen möchte. Ich selbst könnte noch mehrere Formen vorführen, und andere werden bei weiterer Nachforschung sicherlich noch gefunden werden. Wir wollen es aber bei den gemachten Angaben bewenden lassen. Dagegen möchte ich mir erlauben, hier noch einmal auf die von mehreren Forschern vermuthete Zusammensetzung des Rüssels aus hintereinander liegenden Ringen zurückzukommen. Wenn man den Rand der Rüsselhälften aufmerksam betrachtet, so sieht man bei scharfer Einstellung manchmal deutliche Einschnitte und diesen entsprechend über die Oberfläche sich hinziehende Streifen. Sehr ausgeprägt kann man dies z. B. bei *Macroglossa* wahrnehmen (Fig. 12). Solche Bilder können natürlich sehr leicht die Vermuthung erwecken, als hätte man es wirklich mit Ringen zu thun. Allein wir müssen uns daran erinnern, dass solche Streifungen der Einfaltungen naturnothwendig entstehen mussten, wenn der doch nicht starre Rüssel sich beständig einrollte und wieder entrollte. Ganz etwas Aehnliches sehen wir ja auch an verschiedenen Theilen unseres eigenen Körpers, wo auch an denjenigen Stellen der Haut, welche die Gelenke überziehen, ähnliche Falten vorhanden sind, z. B. an den Fingern. Im Uebrigen sind auch jene Faltenbildungen an den Schmetterlingsrüsseln bei Weitem nicht immer so regelmässig und scharf ausgeprägt wie bei *Macroglossa*. Es würde also ganz falsch sein, wollte man aus diesen Bildungen auf entsprechende Ringe schliessen; dieselben sind thatsächlich nicht vorhanden.

Nachdem wir im Vorhergehenden das Wesentlichste der Formverhältnisse der die äussere Maxillarwandung bekleidenden Chitinleisten, soweit die vorliegenden Untersuchungen es gestatteten, kennen gelernt haben, erübrigt uns nun noch ein Wort über die Bedeutung dieser Bildungen für den Schmetterlingsrüssel zu sagen. Ursprünglich, d. h. bei den Urschmetterlingen, werden die Maxillen wahrscheinlich gar nicht oder doch nur höchst unbedeutend chitinig gewesen sein. Bei den Phryganiden, den wahrscheinlichen

Stammeltern der Schmetterlinge, sind diejenigen Theile der Unterkiefer, welche sich zumeist an dem Aufbau des Saugorganes theilnehmen, die Laden, einfache häutige Lappen, also ohne Chitinstützen. Das Ganze wird auch wohl durch Oberlippe und Unterlippe hinreichend gefestigt. Als nun aber bei den Urschmetterlingen diese beiden Organe ihre Theilnahme an der Zusammensetzung des Saugorganes aufgaben und dieselbe einzig den Unterkieferladen überliessen, da bedurften diese, zumal bei ihrer allmählig fortschreitenden Verlängerung, einer Stütze. So entwickelten sich denn wahrscheinlich an verschiedenen Stellen Chitinstückchen, welche zunächst unregelmässig über die ganze Oberfläche zerstreut waren und aus denen nachher die beschriebenen Bildungen, u. z. unter dem Einfluss der Rollbewegungen des Rüssels als Querleisten, hervorgingen. Weshalb gerade solche Querleisten sich entwickelten und nicht einfach ein gleichmässiger Chitinüberzug wie an andern Körpertheilen der Insecten, ist ziemlich leicht zu verstehen. Der Rüssel rollt sich beständig auseinander und wieder zusammen. Dies würde er aber offenbar nicht können, wenn seine Oberfläche von einer zusammenhängenden Chitinschicht überkleidet wäre. Für den gedachten Zweck stellen jedenfalls solche den Rüssel umziehenden Ringe die geeignetste Vertheilung des Chitin dar; jede andere Art der Vertheilung der Chitinstücke setzt entschieden den Bewegungen des Rüssels viel mehr Widerstand entgegen als gerade diese Ringe. Ja, da die Chitinstücke sich wohl erst dann entwickelt haben, als der Rüssel schon im Stande war, sich in Spiralwindungen zu legen, so mussten unter dem Einfluss der Rollbewegungen naturnothwendig solche Ringe entstehen; jede andere Anordnung wurde als der Bewegung hinderlich durch Naturauslese eliminiert.

Am Ende dieses Abschnittes haben wir noch von der innern concaven Rüsseloberfläche zu reden; wir werden bald mit derselben fertig sein. Wie zuerst Gerstfeldt bemerkt, ist auch sie mit Querstreifen ausgestattet; dieselben hängen nicht mit denen der äusseren Oberfläche zusammen. Die Streifen sind, soweit meine Erfahrungen reichen, stets einfache, sehr schmale Chitinstreifen mit glatten Rändern; sie gabeln sich nie, noch bilden sie sonst jene Unregelmässigkeiten, wie wir sie oben kennen gelernt haben. Meistens sind sie ziemlich parallel und stehen wohl immer dichter zusammen wie die Leisten der äusseren Oberfläche. Entsprechend den gleichmässigen Existenzbedingungen dieses Theiles des Schmetterlingsrüssels sind auch Form und Anordnung der Querleisten

sehr gleichförmig, so dass wir in Einzelheiten gar nicht einzugehen brauchen.

IV. Die Spitze des Schmetterlingsrüssels.

Die Spitze des Rüssels ist der bei Weitem interessanteste Theil des ganzen Organes, dem ich daher auch seit längerer Zeit meine besondere Aufmerksamkeit gewidmet habe. Schon Réaumur hatte, wie wir aus der geschichtlichen Einleitung her wissen, an der Spitze vieler Schmetterlingsrüssel eigenthümliche Anhänge beobachtet, welche er als „feuilletts membraneuses“ bezeichnete. Aber erst Newport hat dieselben bei *Vanessa atalanta* genauer untersucht und ihren Bau bis auf eine Einzelheit ganz richtig erkannt. Diese Gebilde, deren Form bei den verschiedenen Schmetterlingen eine sehr mannigfaltige ist, wollen wir im Folgenden mit dem Namen „Saftbohrer“¹⁾ belegen. In wie weit diese Bezeichnung gerechtfertigt ist, werden wir nachher sehen.

Ueber die Saftbohrer liegen einige Untersuchungen aus der neueren Zeit vor; dieselben gehen aus von der Beobachtung des Rüssels von *Ophideres fullonica* Boisd. J. Künckel veröffentlichte 1875 in den „Comptes Rendus“ eine mit Zeichnungen begleitete Beschreibung dieses Rüssels. Nach ihm erschien eine kleine Arbeit über denselben Gegenstand von Francis Darwin im „Quarterly Journal of microscopical Science“. Vol. XV, New. Ser., gleichfalls mit Abbildungen. Durch diese Arbeit wurde ich veranlasst, die Spitze einer Anzahl von Schmetterlingen zu untersuchen. Ich wurde bei meinem Unternehmen in der freundlichsten Weise unterstützt von dem Herrn Francis Darwin, der mir Exemplare von *Ophideres* und Schmetterlingen mit ähnlichen Rüsseln überliess, von Herrn Dr. A. Speyer in Rhoden, Fritz Müller in Brasilien, H. Müller in Lippstadt²⁾. Ich benutze diese Gelegenheit, um den genannten Herren meinen verbindlichsten Dank für ihre Liebenswürdigkeit abzustatten. Ueber die Resultate meiner Untersuchungen habe ich in zwei je mit einer Tafel Abbildungen begleiteten Aufsätzen berichtet, welche im „Archiv für mikroskopische Anatomie“, Bd. XIV und XV veröffentlicht worden

¹⁾ Oder Opatrypen.

²⁾ Und Herrn Dr. Rüst in Gross-Bicklingen bei Celle.

sind. Schliesslich ist dann noch eine Arbeit von R. B. Read anzuführen, die sich in den „Proceedings of the Linnean Society of New South Wales“ von 1878 findet. In Hinweis auf die angeführten Arbeiten kann ich mich bei der Beschreibung der verschiedenen Formen der Saftbohrer auf das Wesentlichste beschränken.

Da alle jene Saftbohrer aus vergleichend-anatomischen Gründen von den auf dem Rüssel sich findenden Haaren abgeleitet werden müssen, so will ich dieselben an dieser Stelle ebenfalls behandeln. Ich bringe die Saftbohrer in verschiedene Gruppen.

1. Einfache Haare (Fig. 14).

Die Haare finden sich auf allen Schmetterlingsrüsseln vor, bald in grösserer, bald in geringerer Anzahl. Im Allgemeinen kann man sagen, dass sie bei denjenigen Rüsseln, deren Spitze mit entwickelten Saftbohrern besetzt ist, weit weniger zahlreich sind als bei den Rüsseln ohne entwickelte Saftbohrer. Ein bestimmtes Verhältniss lässt sich indessen nicht angeben, sowie es auch Ausnahmen giebt. In der Vertheilung der Haare über die Oberfläche des Rüssels ist keine regelmässige Anordnung bemerkbar; vielmehr stehen sie ganz unregelmässig durcheinander.

Was den Bau der Haare anbelangt, so lassen sich zunächst zwei Haupttheile an denselben unterscheiden, der eigentliche Haarschaft und ein die Basis dieses umkleidender, ziemlich dicker chitinöser Ring, den wir als „Cylinder“ bezeichnen wollen. Dieser Chitincylinder erscheint von oben gesehen ziemlich regelmässig rund, manchmal auch an zwei gegenüber liegenden Stellen etwas in die Länge gezogen. Er ist meistens frei in die Grundmasse des Rüssels eingebettet und erhebt sich ein wenig über die Oberfläche desselben. Wenn aber ein Haar im Verlauf einer Chitinleiste der Oberfläche steht, so ist der Chitincylinder, falls die Leiste breit ist, nicht gesondert, vielmehr mit dem Chitin der Querleiste verschmolzen. Schmale Querleisten gehen um den Cylinder des Haares herum, ohne ihn zu berühren, wie wir das bereits aus dem vorhergehenden Abschnitt wissen. Aus dem Cylinder ragt nun das eigentliche Haar hervor; da der Durchmesser des Cylinder-Innern grösser ist als der des freien Haarschaftes, so müssen wir auch an diesem zwei Theile unterscheiden, einen basalen, der den Hohlraum des Cylinders völlig ausfüllt, und den von dem basalen Theil sich scharf absetzenden Haarschaft, der frei über den Cylinder hervorragt. Die Mitte des ganzen Haares durchzieht stets eine meistens etwas körnig erscheinende Masse, die wir mit dem Namen

„Markstrahl“ belegen wollen, und welche kurz vor der Spitze des Haares blind endigt. Die Länge des Haares ist bedeutenden Schwankungen unterworfen. Wenn der Rüssel keine Saftbohrer trägt, so sind sämtliche Haare lang; sind Saftbohrer vorhanden, so sind diejenigen Haare, welche etwa zwischen den Saftbohren oder in deren Nähe sich befinden, kurz, während sie nach der Rüsselbasis zu wieder länger werden. Die in allen Fällen der Rüsselspitze zugekehrte Spitze des Haares ist bei den kurzen Haaren stumpf, abgerundet, bei den langen Haaren dagegen fein, zugespitzt.

Wir wollen festhalten, dass die Haare aus zwei Theilen sich zusammensetzen, aus einem inneren Haarschaft und aus einem äusseren Cylinder, dessen oberer Rand stets von der Spitze des Haares überragt wird. Ganz denselben typischen Bau werden wir nun in der Folge bei allen Saftbohrern antreffen. Die Verschiedenartigkeit in der Form der Saftbohrer ist immer zumeist bedingt durch eine verschiedenartige Ausbildung der chitinösen Umhüllung der Mittelmasse. Mit dem Namen „Mittelmasse oder Centralmasse“ wollen wir in der Folge denjenigen Theil der Saftbohrer bezeichnen, welcher dem Haarschaft entspricht.

2. Saftbohrer mit Zähnen auf dem oberen Cylinderrand.

Als typisches Beispiel aus dieser Gruppe wollen wir die Saftbohrer von *Vanessa* nehmen (Fig. 15). Es sind cylindrische (*V. cor-dui*) oder mehr tönnchenförmige (*V. Jo*) Gebilde, welche aus der Mittelmasse und dem diese umkleidenden Chitincylinder bestehen. Den oberen Rand des Cylinders zieren sechs bis acht ziemlich spitze Zähne. Die Mittelmasse läuft in eine ziemlich stumpfe Spitze aus, welche die Zähne der Cylinderwand überragt. Diese Saftbohrer sind dieselben, welche Newport zuerst bei *Vanepa Atlanta* genauer untersuchte. Newport hat aber nur drei Zähne auf dem Cylinderrand gesehen, und von diesen hat er nur zwei abgebildet. Auch hat er wohl das ganze Gebilde für eine zusammenhängende Masse gehalten und nicht seinen Aufbau aus zwei Stücken erkannt.

Nicht alle Saftbohrer dieser Gruppe sind cylindrisch oder tönnchenförmig. Bei *Pyrameis virginensis* stellen sie eine seitlich zusammengedrückte Keule dar. Denken wir uns nun, dass unmittelbar unter dem bezahnten Rande an einer Seite eine Wucherung der Masse eintritt, so wird der bezahnte Rand selbst seitlich ver-

schoben erscheinen. Solche Formen haben *Hypanartia zabulina* und *Eurema Lethe* (Fig. 16).

3. Saftbohrer mit radialen Längsplatten.

In ihrer typischen Ausbildung sind diese höchst merkwürdigen Saftbohrer folgendermassen gestaltet. Der Chitinmantel der Centralmasse läuft in sechs auf der Längsaxe des Gebildes senkrecht stehende radiale Platten aus, deren freies Ende zugespitzt erscheint (Fig. 17). In schönster Ausbildung finden wir diese Formen z. B. bei unsern *Catorala*-Arten, bei *Noctua*, *Plusia*, *Mamestra*, *Agrotis*, *Triphaena*, *Trachea*, *Phlogophora*, *Euprepia*, *Taeniocampa*, *Euclidia*, *Neuronia*, *Pseudothyatira*, *Panopoda* u. s. w.

Wir können die allmälige Entstehung dieser sonderbaren Formen von Saftbohrern aus einfachen Haaren an verschiedenen verbindenden Zwischenstufen ganz deutlich verfolgen. Den ursprünglichen Haaren am nächsten stehen diejenigen Formen, welche wir an der Spitze des Rüssels von *Pieris* finden (Fig. 18). Der Cylinder ist nur ein wenig grösser wie der der Haare. Parallel der Längsaxe des Cylinders bemerken wir auf der Wand vier um 90° von einander stehende leistenförmige Erhöhungen, welche vorn, d. h. am Cylinderrande, je in eine kleine stumpfe Spitze endigen. Dieselben werden natürlich, wie immer, von der Spitze der Centralmasse ein wenig überragt. Die Saftbohrer bei *Zygaena* sind diesen gleich; nur sind sie etwas grösser und die vier Leisten sind etwas stärker. Bei den schon wieder etwas grösseren Formen von *Lycaena* (Fig. 19) sind diese Verhältnisse noch deutlicher ausgeprägt; die Enden der Leisten sind nicht mehr stumpf, sondern zugespitzt. Bei *Epinephele* (*Satyrus*) *Janira* und bei *Coenonympha* kann man die Leisten schon ganz gut als radiale Platten bezeichnen, wennschon sie noch nicht sehr breit sind. Wachsen dieselben aber noch ein wenig, so bekommen wir ohne Weiteres die entwickelten Formen von *Catorala* u. s. w. Dass bei *Pieris*, *Lycaena* und *Zygaena* nur vier Leisten vorhanden sind, während wir bei den entwickelten Formen stets sechs Platten antreffen, ist kein Grund, die angedeutete Entstehungsweise nicht anzunehmen. Diese Bildungen werden ursprünglich viel variirt haben; wir sehen das ja noch jetzt bei den Zähnen auf dem Cylinderrande von *Vanessa*, wo bald sechs, bald acht vorhanden sind, u. z. an demselben Rüssel. Später hat sich dann die Zahl sechs befestigt. Wenn wir bei allen Saftbohrern mit ausgebildeten Radialplatten stets sechs Platten finden, so dürfen wir darin vielleicht einen Fingerzeig für

die gemeinsame Abstammung aller dieser Formen und damit auch der betreffenden Schmetterlinge erblicken. Doch von diesen und ähnlichen Fragen soll später in einem besonderen Abschnitt ausführlich die Rede sein.

4. Die Saftbohrer von *Arge Galathea* (Fig. 20).

Der obere Rand des Cylinders ist mit sechs Zähnen bewaffnet. Die Ausrüstung dieser Saftbohrer beschränkt sich aber nicht auf diese sechs oberen Zähne, sondern es sind noch drei weitere Kreise von Zähnen vorhanden, welche, parallel dem oberen Kreise, untereinander liegen. Die Spitzen der Zähne aller Kreise sind nach der Spitze des Saftbohrers hin gerichtet. Die Zähne der untereinander liegenden Kreise wechseln nicht miteinander ab, sondern liegen in einer Linie. Im Einzelnen kommen einige kleine Unregelmässigkeiten in der Anordnung der Zähne vor, worüber ich früher eingehend berichtet habe (Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XV, pag. 18). Ueber die vermuthliche Art der Entstehung dieser eigenthümlichen Gebilde, die ich in dieser vollendeten Ausbildung bisher nur bei *Arge Galathea* angetroffen habe (andere Arten von *Arge* habe ich leider nicht untersuchen können), glaube ich einige Bemerkungen machen zu dürfen. Ich habe vorhin die Saftbohrer von *Coenonympha* und *Epinephele* besprochen. Nun glaube ich einige Male ganz bestimmt gesehen zu haben, dass die Längsleisten dieser Saftbohrer aus zwei oder mehreren hintereinander liegenden Stücken bestanden, deren jedes zugespitzt war. Sollte sich dies bei weiterer Untersuchung bestätigen, so wäre damit die Entstehungsweise der Saftbohrer von *Arge Galathea* angedeutet. Dies wäre um so interessanter, als *Epinephele*, *Coenonympha* und *Arge* in dieselbe Familie gehören, nämlich in die der Satyrides. Es würden dann möglicher Weise die Saftbohrer von *Arge* und die der vorhergehenden Gruppe mit Radialplatten denselben Ursprung haben. Die weitere Verfolgung dieser Frage wollen wir später unternehmen.

5. Saftbohrer ohne Zähne auf dem Cylinderrande.

Wir können uns hier sehr kurz fassen. Die äusseren Formen dieser Saftbohrer sind dieselben wie diejenigen mit Zähnen auf dem oberen Cylinderrande, also cylinderförmig, keulenförmig, häufig plattgedrückt. Manchmal liegt der Rand seitlich, anstatt in der Längsaxe; diese Formen sind gleichfalls durch Wucherung der Masse an einer Seite entstanden (Fig. 21). Saftbohrer ohne Zähne

haben z. B. *Argynnis* und *Melitaea*, *Epicalia Numilia*, *Gynaecia Dirce*, *Ageronia Arete*, *Macroglossa*, *Hesperia*, *Taygetis Xanthippe*, ferner die *Maracujáfalter*, also *Heliconius*, *Eneides*, *Colaenis* und *Agraulis* oder *Dione*; u. s. w.

Wir haben uns nun noch mit einigen besonderen Formen von Saftbohrern bekannt zu machen, die sich am besten an die letzte Gruppe anschliessen lassen. Da auch diese Formen von mir schon früher beschrieben und abgebildet worden sind, so kann ich mich mit Hervorhebung des Wichtigsten begnügen.

6. Saftbohrer von *Scoliopteryx libatrix*.

Es lassen sich zwei Formen unterscheiden, die allerdings ganz allmählig in einander übergehen. Die eine Form ist folgendermassen gestaltet (Fig. 22). Wir haben einen dickwandigen Cylinder, dessen Rand in zwei einander gegenüber stehende, meist stumpfe, seltener etwas zugespitzte Hervorragungen ausläuft, von denen die eine gewöhnlich etwas länger ist als die andere. Dazwischen erhebt sich die Spitze der Centralmasse, welche entweder hinter den Spitzen der Hervorragungen zurücksteht, mit einer sich auf gleicher Höhe befindet, oder dieselben beide überragt. Die Spitze selbst ist gleichfalls mit einem chitinösen Ueberzuge bekleidet. Diesen nicht gerade sehr zahlreichen Formen stehen andere gegenüber (Fig. 23). Die Spitze der Centralmasse ist sehr bedeutend verlängert, so dass sie dem übrigen Theil des Saftbohrers gleich kommt oder ihn an Länge selbst noch übertrifft. Der Chitinmantel der Spitze ist ebenso dick, wie der des übrigen Theiles (Entomologische Mittheilungen von F. Katter, V. Jahrg., Heft 18).

7. Die Saftbohrer von *Egybolia Vaillantina* (Fig. 24).

Die Saftbohrer dieses afrikanischen Schmetterlings sind äusserst dickwandige Cylinder von etwas unregelmässiger Gestalt. Ihr Durchmesser ist an der Basis meistens grösser als am vorderen Ende, ausserdem sind sie nicht selten schwach gebogen. Die das Gebilde seiner Länge nach durchziehende Centralmasse ist verhältnissmässig dünn, meistens dünner als die Wandung des sie umkleidenden Chitincylinders. Gegen das freie Ende zu schnürt sich die Centralmasse ein, darauf schwillt sie zu einer kleinen Kugel an, und auf dieser sitzt dann erst die Spitze. Die eben erwähnten Theile der Centralmasse, Kugel und Spitze, werden von dem Cylinder umgeben, so zwar, dass sie frei im Innern des oberen Theiles des Cylinders stehen, wie in einer Röhre.

An diese Saftbohrer schliesst sich ganz eng eine andere Form an, welche sich am Rüssel einer mir von Francis Darwin übersandten australischen Motte vorfindet. Es ist das derjenige Rüssel, dessen Spitze ich früher schon einmal abgebildet habe (Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XIV, Fig. 4). Diese Saftbohrer (Fig. 25) stellen einen starken, an seinem vorderen Ende zugespitzten Chitincylinder dar, dessen Inneres von einer verhältnissmässig dünnen Centralmasse durchzogen wird. Etwa da, wo der Cylinder deutlich den Anfang der Zuspitzung erkennen lässt, macht die Centralmasse eine seitliche Biegung. Kurz nach der Umbiegung ist eine knöpfchenförmige Anschwellung bemerkbar, welche sich in eine kleine Spitze verzüngt, die ganz wenig oder gar nicht seitlich aus dem Cylinder hervorragt. Ragt sie etwas hervor, so steht sie frei in einer kleinen Vertiefung des Chitinmantels. In einzelnen Fällen bemerkt man, dass von der Stelle an, wo die Centralmasse sich zur Seite wendet, noch ein dünner Ast derselben geradeaus geht, um kurz vor der Spitze des Chitinmantels zu enden. Diese Form lässt sich, wie man sieht, unmittelbar von der bei *Egybolia Vaillantina* ableiten.

8. Die Saftbohrer in Form von Widerhaken.

Wir kommen nun zu den ausgebildetsten Formen, zu den Saftbohrern im eigentlichsten Sinne des Wortes. Es sind jene Widerhaken, welche den Rüssel mehrerer Schmetterlinge, namentlich Ophideres, zu einem selbst der menschlichen Cultur sehr schädlichen Organ machen. In der That sind die in Australien heimischen Ophideres im Stande, dadurch, dass sie mit ihrem Rüssel die Orangen, Bananen, Pflirsiche und andere Früchte des in ihnen enthaltenen süssen Saftes wegen anbohren, ganze Ernten zu vernichten. Aehnlich ist es in Afrika mit *Achaea Chamaeleon* und *Egybolia Vaillantina*. Ich habe über diese Verhältnisse früher ausführlich berichtet (Arch. f. m. Anat., Bd. XV, pag. 9—11). Was die Organisation der Spitzen dieser Schmetterlingsrüssel überhaupt betrifft, so verweise ich auf die im Eingang dieses Abschnittes citirten Schriften. Nur die Widerhaken sollen hier kurz geschildert werden (Fig. 26). Es sind kurze, gedrungene, äusserst massive, in eine von einem mächtigen Wall umgebene Grube eingesenkte Körper von etwas unregelmässiger Gestalt, an der Basis breiter wie vorn. Im Innern ist noch deutlich die allerdings sehr rudimentär gewordene Mittelmasse zu erkennen, die sogar manchmal noch mit einer kleinen Spitze seitlich vorzustehen scheint.

Vorn an der Rüsselspitze sind diese mit ihrer Spitze natürlich der Rüsselbasis zugerichteten Widerhaken kleiner wie weiter hinten. Solche Widerhaken sind mir aus eigener Erfahrung bekannt bei *Ophideres fullonica*, *Egybolia Vaillantina* und jenem mir dem Namen nach unbekannt gebliebenen Schmetterling, von dem die zuletzt beschriebenen Saftbohrer stammen; hier sind die Haken mächtig entwickelt. Bei *Ophideres fullonica* sind zwölf Haken vorhanden, bei den andern beiden Schmetterlingen weit mehr. Endlich hat auch *Scoliopteryx libatrix* Widerhaken; sie sind aber nur sehr schwach entwickelt.

Die Widerhaken stehen nicht mit den andern am Rüssel vorhandenen Saftbohrern durcheinander, sondern beide Formen sind völlig getrennt, so zwar, dass die Widerhaken die äusserste Spitze des Rüssels besetzen und dann die andern Formen folgen. (Siehe die von mir gegebene Abbildung a. a. O.) Auch bei *Ophideres* finden wir hinter den Widerhaken noch einige wenige andere Saftbohrer; es sind massive zugespitzte Cylinder, in deren Innerem man noch ein Rudiment der Mittelmasse bemerkt. Damit der Leser sich eine klare Vorstellung von einem solchen Rüssel machen könne, gebe ich die genaue Abbildung der Spitze des Rüssels von *Egybolia Vaillantina* (Fig. 27).

Die Function der Saftbohrer.

Nachdem wir im Vorhergehenden mit den Gestaltverhältnissen der als Saftbohrer bezeichneten Gebilde, soweit es die bisher vorliegenden Untersuchungen gestatteten, im Allgemeinen uns vertraut gemacht haben, treten wir jetzt an die Aufgabe heran, uns über die Bedeutung derselben für den Schmetterling Aufklärung zu suchen, oder mit andern Worten, ihre physiologische Function zu ergründen. Die Lösung der Aufgabe wird zum Theil leicht, zum Theil schwer, wenn überhaupt möglich sein. Die physiologische Function einiger Formen, z. B. der Widerhaken, können wir mit grösster Bestimmtheit angeben, während wir bei andern, und leider bei der grössten Mehrzahl, rein auf Vermuthungen angewiesen sind. Es ist bekanntlich immer schwierig, bei Thieren die physiologische Function eines Organes zu bestimmen, wenn dieselbe nicht sofort in die Augen springt; und um so schwieriger wird die Lösung dieser Aufgabe, je weiter die betreffenden Thiere sich in ihrer Verwandtschaft von uns entfernen. In solchen Fällen sind wir dann fast ausschliesslich auf Analogieschlüsse angewiesen, und diese bleiben der Natur der Sache nach immer in hohem

Grade unsicher. Deshalb ist es sehr leicht möglich, dass ein grosser Theil der nachfolgenden Erörterungen nicht das Richtige trifft; möge es dann Berufeneren gelingen, den rechten Weg zu finden und die von mir ungelöst gelassenen Fragen zu beantworten!

Da wir aus vergleichend-anatomischen Gründen alle Saftbohrer von einfachen Haaren abzuleiten genöthigt sind, so wird es gut sein, wenn wir zunächst einen Augenblick bei den Haaren selbst verweilen. Haben dieselben überhaupt eine physiologische Function, und welche? Es ist bekannt, dass man bei vielen derartigen Haarbildungen an verschiedenen Theilen des Insectenkörpers Nervenendigungen ganz unzweifelhaft nachgewiesen hat. Die den Haaren am Schmetterlingsrüssel ganz gleich gebildeten Haare oder Borsten auf dem vorderen Theil der Fliegenrüssel sitzen gangliösen Anschwellungen der Nervenenden auf; derjenige Bestandtheil des Haares, den wir oben als Markstrahl bezeichneten, würde dann als das Ende des Nerven zu betrachten sein. Diese Haare werden immer als Tastorgane angesprochen. Wenn ich nun auch bei den Haaren auf den Schmetterlingsrüsseln keine Nerven nachgewiesen habe, da ich über diesen Punkt keine Untersuchungen angestellt habe, so ist die Gegenwart von Nerven doch ohne Zweifel zu erwarten, und es hindert uns, wie ich meine, Nichts daran, auch diese Haare als Tastorgane zu deuten. Eine physiologische Function müssen dieselben haben, sonst wären sie nicht so stark entwickelt und so zahlreich vorhanden. Functionslose Organe sind immer in hohem Grade rudimentär, und das sind diese Haare keineswegs. Nach Analogie zu schliessen, müssen wir dieselben also für Tastorgane halten.

Von den Haaren machen wir gleich einen grossen Sprung zu den am weitesten von ihnen entfernt stehenden Saftbohrer-Bildungen, zu den Widerhaken, deren Function offen zu Tage liegt. Die Schmetterlinge, welche im Besitz von Rüsseln mit Widerhaken sind, bohren Früchte mit dicker Schale und saftigem Gewebe so energisch an, und saugen den Saft so vollständig weg, dass manchmal von einer Frucht nur noch die vielfach durchlöchernte Schale übrig bleibt. Aus dem morphologischen Befund an den betreffenden Rüsseln geht aber ohne allen Zweifel hervor, dass die Thiere jene erstaunlichen Leistungen nur mit Hilfe jener starken Widerhaken an der Rüsselspitze auszuführen vermögen. Der ganze Rüssel ist sehr stark; die Spitze besonders ist aus dickem Chitin aufgebaut, so dass der Schmetterling wohl sehr leicht den Rüssel in das Gewebe hineinstossen kann. Zieht er das Organ nun wie-

der heraus, so müssen die Widerhaken ganz unfehlbar in Wirksamkeit treten, und zwar werden sie der Natur der Sache nach das Gewebe bedeutend zerreißen müssen. Dadurch wird eine Menge Saft freigelegt, welcher dann von dem Schmetterling unbehindert eingesogen werden kann. Man kann demnach die Widerhaken an der Spitze der betr. Schmetterlinge als Organe bezeichnen, welche wesentlich zur Erlangung der Nahrung beitragen. Ja wenn die in Frage stehenden Schmetterlinge gar keinen freien Blumenhonig mehr saugten, sondern nur pflanzliches Gewebe anbohrten, so würden die Widerhaken die wichtigsten Organe zur Gewinnung der Nahrung sein und dadurch eine ausserordentliche Bedeutung für den Schmetterling besitzen. Ob aber Ophideres und die andern hierher gehörigen Schmetterlinge thatsächlich keinen freien Blumenhonig mehr saugen, vermag ich nicht zu sagen.

Wie verhält sich nun die Sache mit den andern Saftbohrern; ist auch für sie diese Bezeichnung gültig, oder haben sie eine andere Function, und welche etwa? Directe Beobachtungen darüber, ob diese Schmetterlinge wirklich pflanzliches Gewebe zur Freilegung des in demselben enthaltenen Saftes mit ihrem Rüssel erfolgreich anzustechen vermögen, so dass sie den etwa blossgelegten süßen Saft zu ihrer Ernährung verwenden können, liegen allerdings in der überzeugenden Weise wie bei Ophideres und Egybolia nicht vor. Dagegen sind namentlich von H. Müller Beobachtungen bekannt gemacht worden (man kann dieselben im Sommer fast täglich wiederholen), welche eine derartige Blumenthätigkeit gewisser Schmetterlinge indirect erschliessen lassen. Es giebt nämlich eine Anzahl Schmetterlinge, welche von H. Müller nicht selten an solchen Blumen beobachtet wurden, welche keinen freien Honig enthalten. „Auf den Alpen“, theilt mir mein hochverehrter Lehrer Dr. H. Müller brieflich mit, „ist es etwas sehr Gewöhnliches, Schmetterlinge in honigleeren Blumen mit dem Rüssel im Grunde der Blüthe beschäftigt zu sehen; nach einem oder einigen solchen Versuchen fliegen sie aber in der Regel weg.“ Sollten sich nun gerade die Schmetterlinge, die doch in ihrem ganzen Leben sich fast ausschliesslich an und um Blumen herumtreiben, immer wieder nur durch den blossen Schein täuschen lassen? Wenn sie in den keinen freien Honig enthaltenden Blumen wirklich Nichts fänden (und sie können nur Honig suchen), sollten sie da nicht schliesslich die honigleeren Blumen von den honigführenden unterscheiden lernen und erstere dann meiden? Ich glaube, wir dürfen das ganz gewiss annehmen. Thun wir das aber, so müssen wir

uns Rechenschaft über die Thatsache zu geben suchen, dass die Schmetterlinge trotzdem immer jene honigleeren Blumen besuchen und im Grunde derselben mit ihrem Rüssel arbeiten. Die Schmetterlinge müssen Etwas in den Blumen finden, und dieses Etwas kann nur Honig sein. Da derselbe aber nicht frei zu Tage liegt, so ist es höchst wahrscheinlich, dass sie denselben durch Aufreissen des saftigen Gewebes gewinnen. Diese einfache Schlussfolgerung scheint mir nach den eben mitgetheilten Beobachtungen unabweisbar zu sein.

Da aber das Aufreissen der Gewebe nicht direct beobachtet worden ist, so muss die Möglichkeit desselben durch Untersuchung der Schmetterlingsrüssel entschieden werden. In der That scheinen mir wenigstens die meisten der als Saftbohrer bezeichneten Gebilde zu dem gedachten Zwecke ganz vorzüglich geeignet zu sein. Nehmen wir z. B. die Saftbohrer von *Vanessa*. Wie leicht wird nicht die mittlere Spitze die zarte Membran einer saftreichen Zelle durchstossen können! Und dann kommen unmittelbar darauf die sechs oder acht scharfen Chitinspitzen des Cylinderrandes und zertrümmern noch mehr Zellen. Wenn wir dann weiter in Betracht ziehen, dass z. B. bei *Vanessa Cardui* etwa sechszig solcher Saftbohrer, dreissig auf jeder Seite, die Spitze des Rüssels bewaffnen, so werden wir begreifen, dass eine grosse Anzahl von Zellen angestochen werden können, und wenn alle diese Zellen etwas süssen Saft hergeben, so mag sich die Arbeit des Anbohrens dem Schmetterling sehr wohl als lohnend erweisen. Erwägen wir ferner, dass gerade solche Saftzellen äusserst zart sind, so werden wir die Saftbohrer mit jener meist ziemlich starken Chitinhüllung sicherlich auch fest genug finden; sind ja doch die Hummeln mit ihren viel zarteren Maxillenspitzen gleichfalls im Stande, das saftreiche Gewebe der honigleeren Nectarien mancher Orchideen mit Erfolg anzustechen, wie zuerst von H. Müller direct beobachtet wurde (Befruchtung der Blumen durch Insecten, pag. 84). Die starken Saftbohrer von *Scoliopteryx libatrix* werden ganz gewiss mit Leichtigkeit in pflanzliches Gewebe eindringen können; dem dicken Chitinmantel müssen die Membranen der Zellen nur einen sehr geringen Widerstand entgegensetzen. Und so wird die Sache wohl auch bei den meisten andern Saftbohrern sein. Der ganze Bau dieser Gebilde ist keineswegs dazu angethan, die Annahme als ungerechtfertigt zurückweisen zu lassen, dass die Schmetterlinge mit ihrer Hülfe saftreiches Gewebe aufreissen. Ausserdem sehen wir, wie sich aus diesen einfachen Formen eben als Anpassung an

die gedachte Thätigkeit jene mächtigen Widerhaken entwickelt haben, welche die Besitzer sogar in den Stand setzen ganze Früchte völlig zu zerstören. Dies kann uns in der Deutung unserer Gebilde als wirklicher „Saftbohrer“ meiner Meinung nach nur bestärken. Freilich etwas Anderes ist es wohl mit jenen ganz unentwickelten Formen, wie wir sie bei *Pieris* oder *Zygaena* finden. Allein da absolut kein Grund vorliegt, diese Bildungen als rudimentäre anzusprechen, so werden wir in ihnen Saftbohrer auf sehr niederer Ausbildungsstufe erblicken dürfen, gleichsam den Anfang der Entwicklung.

Dieser von mir vertretenen Auffassung, die alle jene oben beschriebenen Bildungen an der Spitze der Schmetterlingsrüssel einheitlich als wirkliche Saftbohrer betrachtet, steht eine andere ziemlich schroff gegenüber. Dieselbe wird von keinem Geringeren als Fritz Müller vertreten. Er nennt die Saftbohrer „Schmeckstifte“, deutet dieselben also als Geschmacksorgane. Eine eingehende Begründung seiner Ansicht hat Fritz Müller nicht gegeben, vielmehr hat er dieselbe nur gelegentlich in einem Aufsatz über die *Maracujá*-Falter ausgesprochen (Stettiner Entomologische Zeitung, 1877, pag. 494). Da diese Auffassung von einem so hervorragenden Forscher her stammt, so müssen wir etwas auf dieselbe eingehen. Ich muss von vorn herein gestehen, dass ich mit der Müller'schen Deutung mich durchaus nicht befreunden kann. Die in Rede stehenden Gebilde sind Cuticularbildungen, ganz ohne zelligen Character, also auch wohl ohne Protoplasma. Es ist ganz gleichgültig, ob man zur Untersuchung der Saftbohrer frisch gefangene Schmetterlinge nimmt oder Sammlungs-Exemplare, die man dann natürlich erst durch irgend ein Mittel wieder aufweichen muss. Ich habe gewöhnlich zu diesem Zwecke einen feinen Strahl Wasserdampf in Anwendung gebracht. Die Bilder, welche man erhält, sind in beiden Fällen ganz dieselben, davon habe ich mich wiederholt überzeugt. Das würde aber sicherlich nicht der Fall sein, wenn in den Saftbohrern lebendes Protoplasma enthalten wäre.

Eine Geschmacksempfindung kann in allen Fällen wohl nur durch chemische Einwirkung des zu schmeckenden Stoffes auf das Geschmacksorgan zu Stande kommen. Wie aber dies bei den Saftbohrern möglich sein soll, ist mir ganz unerfindlich, zumal jene charakteristischen „Schmeckzellen“ fehlen, welche in allen mit Sicherheit als solchen erkannten Geschmacksorganen nachgewiesen wurden. Prof. Vitus Graber macht ausserdem (Die Insecten, I. Theil, pag. 307) mit Recht darauf aufmerksam, dass das Ge-

schmacksorgan der Insecten „seiner ganzen Natur und Bestimmung halber wohl nur im Munde gesucht werden kann.“ Nun noch Eins; wenn die Saftbohrer wirklich Geschmacksorgane wären, wie wollte man dann jene secundären Bildungen deuten, wie die Zähne auf dem oberen Cylinderrande oder gar die Radialplatten? Sie würden augenscheinlich völlig unverständlich sein, während sie von meinem Standpunkte aus, wie ich glaube, ohne Weiteres zu verstehen sind.

Will man aber die Saftbohrer ausserdem noch als Sinnesorgane in Anspruch nehmen, und ich glaube, wir müssen das, so können sie nur als Tastorgane gedeutet werden. Diese Function haben sie von den Haaren, aus denen sie hervorgegangen sind, geerbt. Und in der That sind die Saftbohrer zu Tastorganen auch ganz geeignet, ebenso gut wie die Haare, deren typischen Bau sie auch durchweg bewahrt haben. In diesem Fall würde ihre Function wohl folgende sein. Wenn der Rüssel auf saftreiches Gewebe stösst, so werden ihm die den Haarspitzen entsprechenden Spitzen der Centralmasse des Saftbohrers mittheilen, ob das Gewebe zart genug ist, um angebohrt werden zu können. Und wenn der Rüssel in Honig enthaltende Blumen hineingesenkt wird, so wird der Schmetterling durch den minimalen Widerstand, dem der Rüssel begegnet, erfahren, dass er hier gar keine Bohrthätigkeit auszuüben hat, sondern sofort den Saft saugen kann. Mit dieser Deutung der Saftbohrer als Tastorgane stimmt auch sehr gut der morphologische Befund überein. Denn stets ragt die Spitze der Mittelmasse, welcher doch die Tast-Function zugeschrieben werden muss, etwas aus dem Chitincylinder hervor.

Von den an die Saftbohrer herantretenden Nerven gilt dasselbe, was ich oben von den Haaren gesagt habe. Eigene Untersuchungen habe ich nicht angestellt, da mir meistens nur getrocknete Schmetterlinge zu Gebote standen. Es ist aber gar nicht zu bezweifeln, dass thatsächlich Nerven an die Saftbohrer herantreten; der anatomische Nachweis muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Ich glaube es im Vorhergehenden wahrscheinlich gemacht zu haben, dass wir die Deutung Fritz Müller's aufgeben müssen, und so bleibt denn vorläufig meine Auffassung bestehen. Die als Saftbohrer bezeichneten Gebilde an der Spitze der Schmetterlingsrüssel sind in der That in mehr oder minder grosser Ausdehnung Saftbohrer, insofern die Schmetterlinge mit ihrer Hülfe im Stande sind, pflanzliches Gewebe zur Erlangung des in demselben

enthaltenen Saftes anzubohren oder aufzureissen. Gleichzeitig fungiren die Saftbohrer als Tastorgane, insofern sie dem Schmetterling von der physikalischen Beschaffenheit der Gewebe Kunde geben und dadurch ihn in den Stand setzen, zu beurtheilen, ob der Versuch des Anbohrens der betreffenden Gewebe erfolgreich sein wird oder nicht.

V. Gedanken über die Entwicklung der Saftbohrer und einige damit zusammenhängende Fragen.

In unmittelbarem Anschluss an den vorhergehenden Abschnitt soll auf den folgenden Zeilen über die Entwicklung der Saftbohrer und einige daraus abgeleitete systematische Fragen gesprochen werden. Die nachfolgenden Erörterungen werden auf den Leser zum grossen Theil den Eindruck grosser Unvollkommenheit machen; diese Unvollkommenheit liegt in der Natur der Sache begründet, nämlich in der grossen Unzulänglichkeit des uns zu Gebote stehenden Materials. Ich möchte daher das Folgende kaum als einen Versuch angesehen wissen, sondern vielmehr als blossen Hinweis auf einige wichtige Fragen, welche sich naturnothwendig aus dem Studium der Saftbohrer ableiten. Da eine Beantwortung dieser Fragen aber erst bei ausgedehntester Kenntniss der Saftbohrer aller Schmetterlingsgattungen mit Erfolg unternommen werden kann, so liegt in den folgenden Zeilen zugleich die Aufforderung, die von mir begonnenen Untersuchungen über möglichst alle Schmetterlingsgattungen zu erstrecken. Ich muss also den Leser für die nachstehenden Erörterungen um Nachsicht bitten.

Wenn wir die im letzten Abschnitt mitgetheilten Verhältnisse über den Bau der Saftbohrer noch einmal vergleichend überblicken, so stellt sich uns sofort die wichtige Thatsache entgegen, dass alle diese Bildungen nach demselben Typus gebaut sind. Immer lassen sich an den Saftbohrern zwei Haupttheile unterscheiden, eine Centralmasse und eine dieselbe umkleidende Chitinhülle. Ganz ebenso gebaut sind nun aber auch die einfachen Haare auf dem Rüssel der Schmetterlinge. Der Haarschaft entspricht der Centralmasse und der die Basis des Haarschaftes umkleidende Chitinring dem die Centralmasse der Saftbohrer umhüllenden Chitincylinder. Demzufolge werden wir zunächst alle Saftbohrer für untereinander homologe Bildungen erklären, welche dann selbst

wieder den Haaren homolog sind. Fragen wir nun nach der Grundlage, aus welcher sich die Saftbohrer phylogenetisch werden entwickelt haben, so stossen wir auf die Haare; denn andere Bildungen, aus denen sie hätten hervorgehen können, sind am Rüssel nicht vorhanden. Die Saftbohrer auf dem Rüssel der Schmetterlinge haben sich als Anpassung an die Gewinnung von Nahrung aus Haaren entwickelt¹⁾.

Damit ist nun aber noch keineswegs gesagt, ob die Saftbohrer monophyletischen oder polyphyletischen Ursprungs sind, und so stellt sich uns denn die wichtigste Frage entgegen! Hat die Entwicklung der Saftbohrer schon bei den Urschmetterlingen ihren Anfang genommen, und sind alle die verschiedenen Formen derselben nur Modifikationen, oder genauer gesagt, ebenso viele verschiedene von dieser einen Urform ausgegangene Entwicklungsrichtungen? Oder sind die verschiedenen Formen der Saftbohrer an mehreren Stellen des Schmetterlings-Stammbaumes zu verschiedenen Zeiten unabhängig von einander entstanden? Die richtige Beantwortung dieser Fragen ist von hervorragender Wichtigkeit; denn wäre das erstere der Fall, so müssten offenbar die verschiedenen Entwicklungsrichtungen der Saftbohrer mit den Verzweigungen des Schmetterlings-Stammbaumes zusammenfallen, und damit hätten wir dann in den Saftbohrern umgekehrt ein vorzügliches Mittel zur Klarlegung dieser Verzweigungen, die bekanntlich noch in ziemliches Dunkel gehüllt sind. Ist dagegen das letztere der Fall, so gestaltet sich dadurch natürlich die Sache unendlich complicirter, und wir dürfen nur mit grösster Vorsicht verfahren, wenn wir von den Saftbohrern für die Construirung des Stammbaumes der Schmetterlinge Gebrauch machen wollen. Zur definitiven Entscheidung der beiden Fragen wäre es natürlich nothwendig, Schmetterlinge aus mindestens allen Gattungen auf die Saftbohrer hin genau zu untersuchen. Da uns bis jetzt aber erst eine verschwindend kleine Anzahl von Gattungen in dieser Hinsicht bekannt ist, so dürfen wir vorläufig keine weitgehenden Aufschlüsse über die Verzweigungen des Schmetterlings-Stammbaumes erwarten. Nichts desto weniger möchte ich aber doch einige Punkte zur Sprache bringen, um wenigstens die Verwendbarkeit der Saftbohrer zu dem genannten Zwecke wahrscheinlich zu machen.

¹⁾ In welcher Weise wir uns diesen Vorgang etwa vorzustellen haben, habe ich schon früher anzudeuten versucht (Archiv f. mikr. Anat., Band XV, pag. 24—27).

Sind wir überhaupt jetzt schon im Stande, eine der oben beschriebenen Saftbohrer-Formen von ihrem ausgebildeten Zustande an durch vermittelnde Zwischenstufen auf die einfachen Haare zurückzuführen, und was würde aus dieser Möglichkeit etwa zu folgern sein? Ich glaube oben hinreichend deutlich gemacht zu haben, dass wir uns die Entstehung der Saftbohrer mit Radialplatten aus einfachen Haaren ganz gut vorstellen können. Von den ausgebildeten Formen, wie wir sie etwa bei *Catocala* antreffen, führen uns Formen, wie sie uns *Coenonympha*, *Epinephele*, *Lycaena* und *Pieris* darbieten, in absteigender Reihenfolge zu den Haaren hinunter. Ausserdem habe ich darauf hingewiesen, dass wir von Saftbohrern wie bei *Epinephele* und *Coenonympha* auch ohne Zwang diejenigen von *Arge Galathea* ableiten können.

Aus diesen wenigen Thatsachen lassen sich zunächst zwei Möglichkeiten folgern. Aus den einfachen Haaren sind dadurch, dass die Cylinderwand sich in einigen Längsstreifen lokal verdickte, Formen wie bei *Pieris* und *Lycaena* entstanden. Durch weitere Ausbildung dieser Leisten gingen aus den ersteren Formen die Saftbohrer von *Epinephele* und *Coenonympha* hervor. Aus diesen Formen können wir uns nun sowohl diejenigen von *Arge Galathea* wie diejenigen mit Radialplatten entstanden denken. Lösten sich die Leisten in einige je mit spitzem Ende versehene Stücke auf, so bekommen wir die Saftbohrer von *Arge*; blieben die Leisten dagegen ganz und entwickelten sie sich zu Platten weiter, so erhalten wir die Saftbohrer mit Radialplatten.

Jetzt wollen wir einmal das bisherige System zu Rathe ziehen. *Pieris*, *Lycaena*, *Epinephele* und *Coenonympha* gehören mit *Arge* zu den Papilionidae; die drei letzten Gattungen sind in der Familie der Satyridae vereinigt, während die beiden ersteren je besonderen Familien zugetheilt werden. Erwägen wir nun, dass unter den Papilionidae kein Schmetterling sich findet (wenigstens so weit bekannt), dessen Rüssel mit Radialplatten-Saftbohrern in gut entwickeltem Zustande ausgerüstet ist, so werden wir es wohl wahrscheinlich finden, dass hier zwei von einander unabhängige Entwicklungsreihen vorliegen, dass aus und durch Formen, wie wir sie bei *Pieris*, *Lycaena*, *Epinephele* und *Coenonympha* antreffen, nur die Saftbohrer von *Arge* sich entwickelt haben, dass dagegen der Ursprung der Saftbohrer mit ausgebildeten Radialplatten an einem andern Orte des Schmetterlings-Stammbaumes gesucht werden muss.

Ehe wir nun aber auch diese Verhältnisse näher zu beleuch-

ten versuchen, wollen wir noch auf einen andern Punkt bei den Papilioniden aufmerksam machen. In der Familie der Nymphaliden kommen zwei Formen von Saftbohrern vor, solche mit Zähnen auf dem oberen Cylinderrand und solche ohne Zähne. Erstere besitzen unter den einheimischen Gattungen, soweit ich dieselben habe untersuchen können, die Vanessa-Arten; letztere habe ich bei Argynnis und Melitae angetroffen. Dagegen sind mir mehrere brasilianische Nymphaliden und zwei der nahe verwandten Heliconiden bekannt. Die nachstehende Uebersicht ergiebt die Vertheilung der beiden Saftbohrer-Formen auf die verschiedenen Gattungen.

1) Saftbohrer mit Zähnen: 2) Saftbohrer ohne Zähne:

Vanessa	Argynnis	Colaenis
Hypanartia	Melitaea	Dione (= Agraulis)
Pyrameis	Gynaecia	Heliconius
Eurema	Epicalia	Eneides
	Ageronia	
	Anartia	

Die Frage würde nun sein, ob wir in diesen beiden Gruppen zwei Zweige des Stammbaumes erblicken dürfen. Vor einiger Zeit hat Fritz Müller (Stettiner Entomologische Zeitung, 1877, p. 492—496) die Gattungen Heliconius und Eneides von den Heliconinen, die Gattungen Colaenis und Dione von den Nymphaliden getrennt und zu einer eigenen Familie, der der Maracujá-Falter, vereinigt. Eins der Merkmale, auf Grund deren Fritz Müller diese neue Anordnung vornahm, bildet auch die Uebereinstimmung in den Saftbohrern. Es heisst an genannter Stelle: „Fühler und Mundtheile stimmen im Wesentlichen bei allen Arten überein, ohne freilich etwas besonders Auszeichnendes zu bieten. Dies gilt namentlich auch von den längs der Kiefer stehenden Anhängen in Gestalt einer flachgedrückten Keule, die am Ende einen schiefstehenden Stift tragen.“ Es wäre vielleicht sehr wohl möglich, dass sich bei Vergleichung der übrigen Gattungen ebenfalls hinreichende unterscheidende Merkmale herausstellten, welche eine derartige Anordnung als ganz naturgemäss erscheinen liesse, wie sie oben sich aus der Vertheilung der beiden Saftbohrer-Formen ergab. Ich selbst besitze nicht die nöthigen systematischen Kenntnisse und noch viel weniger hinreichendes Material, um einen derartigen Vergleich ausführen zu können. Es wäre aber wünschenswerth, wenn derselbe recht bald in eingehender Weise unternommen würde;

denn nur dadurch könnte die Brauchbarkeit oder Unbrauchbarkeit der Saftbohrer zu systematischen Zwecken endgültig entschieden werden.

Von den Sphingiden habe ich nur *Sphinx* und *Macroglossa* untersucht. Die Saftbohrer sind sehr kleine Cylinder ohne Zähne, die man bei *Sphinx* ebenso gut als Haare mit äusserst kleinem Haarschaft bezeichnen könnte.

Wir kommen nun zu den Saftbohrern mit Radialplatten, die den beiden vorhergehenden Gruppen der Schmetterlinge gänzlich fehlen, dagegen in den noch übrigen drei grossen Abtheilungen der Bombyces, Noctuae und Geometrae äusserst verbreitet zu sein scheinen. In folgenden einheimischen Gattungen der genannten drei Schmetterlingsabtheilungen habe ich Saftbohrer mit Radialplatten gefunden.

1) Bombyces.

Setina, *Euchelia* (?), *Euprepia* (= *Arctia*), *Gastropacha*, *Zygaena* (nur andeutungsweise; siehe vorigen Abschnitt), *Pygaera* (= *Phalera*), *Notodonta* (= *Lophopteryx*).

2) Noctuae.

Arconycha, *Panolis*, *Taeniocampa*, *Triphaena*, *Agrotis*, *Mamestra*, *Hadena*, *Plusia*, *Catocala*, *Euclidia*, *Rusina*, *Neuronia*, *Phlogophora*, *Erastria*.

3) Geometrae.

Geometra, *Zonosoma*, *Eugonia*, *Gnophos*, *Cidaria* (= *Larentia*), *Eupithecia*.

Ausserdem sind mir noch Saftbohrer mit Radialplatten von folgenden fünf Gattungen bekannt, deren systematische Stellung mir unbekannt ist: *Trachea*, *Orthodes*, *Pseudothyatira*, *Callidryas*, *Eunonia*.

Aus den vorstehenden Angaben geht wohl zur Genüge hervor, dass die Saftbohrer mit Radialplatten sehr verbreitet sind, da sie sich über drei grosse Schmetterlingsgruppen ausdehnen. Das Merkwürdige dabei ist, dass diese an sich schon eigenthümlichen Formen stets in derselben Regelmässigkeit wiederkehren, indem in

allen Fällen¹⁾ sechs Platten vorhanden sind. Ich glaube, wir dürfen diese Thatsache nicht für Zufall halten, sondern wir müssen vielmehr annehmen, dass diese Form der Saftbohrer nur einmal entstanden ist, und dass sich dieselbe dann mit dem allmählichen Entstehen neuer Zweige am Stammbaum der Lepidoptera vererbt hat. Leiten wir aber die Saftbohrer von einer Form ab, so müssen wir auch für die sie besitzenden Schmetterlinge einen einheitlichen Ursprung annehmen. Die Bombyces, Noctuae und Geometrae würden also monophyletischen Ursprungs sein.

Nun giebt es aber in den drei Schmetterlingsgruppen auch noch andere Saftbohrer, u. z. gerade die abweichendsten. Unter die Noctuaden stellt man zunächst *Scoliopteryx libatrix*; die specielle Stellung dieser Gattung im System ist aber eine sehr unbestimmte. Herr Dr. A. Speyer aus Rhoden schreibt mir darüber: „*Scoliopteryx libatrix* hat keine Verwandten in der europäischen Fauna. Die Gattung steht isolirt da und ist desshalb von jedem Systematiker an einer andern Stelle des Systems eingeschoben worden. Auch unter den Exoten kenne ich keine ihr nahe stehende Gattung oder Art.“ Wenn so die Systematiker von ihrem Standpunkte aus die Gattung *Scoliopteryx* nicht unterzubringen wissen, so können wir ihr auf Grund der Saftbohrer vorläufig auch keinen bestimmten Platz anweisen. Sollte es aber bei weiterer Untersuchung gelingen, die Saftbohrer von *Scoliopteryx* an andere anknüpfen zu können, so würde dadurch, wie ich meine, die Stellung der Gattung recht gut zu bestimmen sein. Damit wäre denn mit Hülfe der Saftbohrer eine bis jetzt gar nicht unterzubringende Gattung auf ihren vermuthlichen Ursprung zurückgeführt.

Aehnlich verhält es sich auch mit *Ophideres*, die man gewöhnlich, so viel ich weiss, zu den *Ophiuridae* stellt, zu denen auch *Catocala* gehört. Wie weit stehen nicht die Saftbohrer dieser beiden Gattungen auseinander! Auf der einen Seite solche mit Radialplatten (*Catocala*), auf der andern jene mächtigen Widerhaken (*Ophideres*). Wenn die systematische Stellung der Gattung *Ophideres* wirklich natürlich ist, d. h. wenn *Ophideres* und *Catocala* thatsächlich benachbarte Zweige eines Stammes sind, so muss es meiner Ueberzeugung nach auch gelingen, die vermittelnden Zwischenstufen zwischen den Widerhaken bei *Ophideres* und den Saftbohrern mit Radialplatten aufzufinden. Vermuthlich werden noch derartige Zwischenstufen vorhanden sein, da doch

¹⁾ Abgesehen von individuellen Variationen.

die Entstehung jenes wundervollen Apparates bei *Ophideres* in eine verhältnissmässig nicht weit zurückliegende Zeit fallen muss. Sollte aber eine derartige Zurückführung nicht gelingen, so müsste dann wohl auch die jetzige systematische Stellung der Gattung *Ophideres* aufgegeben werden.

Diese beiden Fälle, denen sich dann auch noch *Egybolia* anreihet, welche Gattung man bei den *Liparidae* unter den *Bombyces* untergebracht hat, gehören wohl zu den schwierigsten auf diesem neuen Gebiete; aber sie sind auch die interessantesten. Durch auf umfassende vergleichende Untersuchungen gegründete Versuche, die eigenthümlichen Saftbohrer jener drei Gattungen auf einfachere, besser gesagt auf ursprünglichere, zurückzuführen, würde gerade die Bedeutung der Saftbohrer für die Systematik ins rechte Licht gestellt werden können. Desshalb wäre es recht wünschenswerth, wenn solche Versuche bald in der ausgedehntesten Weise unternommen würden.

Diese wenigen Angaben mögen genügen, um anzudeuten, welche Bedeutung die Saftbohrer, wenn man sie erst in grösserer Ausdehnung kennen gelernt hat, für die systematischen Forschungen in der Classe der *Lepidoptera* allenfalls erlangen können. Dass sie zu diesem Zwecke überhaupt Verwendung finden können, scheint mir zweifellos zu sein. Sollte sich das bei weiteren Untersuchungen bestätigen, so hätten wir in den Saftbohrern einen neuen Anhaltspunkt für die Construirung des Stammbaumes der Schmetterlinge gewonnen, einer Insectenklasse, in der man, wie Fritz Müller sagt, jeden derartigen Anhaltspunkt mit Freuden begrüssen muss. Die eingehende Untersuchung der Schmetterlingsrüssel, speciell mit Bezug auf die Saftbohrer, sei daher dringend empfohlen.

Die in diesem Abschnitt niedergelegten, ganz provisorischen Erörterungen beziehen sich, wie der kundige Leser gemerkt hat, nur auf die *Macrolepidoptera*, während die *Microlepidoptera* ganz unberücksichtigt geblieben sind. Der Grund davon ist der, dass ich über Letztere keine dies bezüglichen Kenntnisse besitze. Indessen es werden sich auch hier Saftbohrer vorfinden, da ja auch *Microlepidoptera* Blumen besuchen. Mögen diese sowie andere empfindliche Lücken in meinen Untersuchungen, die wesentlich durch den Mangel an Untersuchungsmaterial bedingt sind, bald ausgefüllt werden!

VI. Das Innere der Rüsselhälfften (Muskeln, Nerven und Tracheenrohr).

In diesem Abschnitt haben wir drei verschiedene Theile der Maxillen kennen zu lernen, die Muskeln, Nerven und das Tracheenrohr im Inneren. So gewiss es in hohem Grade interessant wäre, Genaueres über diese Verhältnisse zu erfahren, um so mehr bedaure ich, gerade hier nur äusserst lückenhafte, ganz allgemeine Bemerkungen machen zu können. Wir müssen aber doch auf diesen Theil der Organisation des Schmetterlingsrüssels eingehen, und wäre es auch nur, um das Hierhergehörige der Vollständigkeit halber wenigstens anzuführen.

1. Muskeln.

Im Vorhergehenden ist schon wiederholt darauf hingewiesen worden, dass die Maxillen nicht aus hintereinander liegenden Ringen bestehen; desshalb baut sich die innere Muskulatur auch nicht aus Ringmuskeln auf, wie sie von Newport und Anderen angenommen wurden. Es ist ja auch von vornherein ziemlich undenkbar, wie solche Ringmuskeln die Bewegungen des Rüssels vermitteln sollen; bei ihrer Contraction würde doch nur die betreffende Stelle der Maxille zusammengedrückt, d. h. das Lumen verkleinert werden. Die Rollbewegungen des Rüssels verlangen entschieden Längsmuskeln. Gerstfeldt nimmt zwei Längsmuskeln an, einen oberen und einen unteren; von diesen sollen von Zeit zu Zeit Nebenäste an die verschiedenen Chitinleisten der Maxillar-Oberfläche abgehen. Wie diese Nebenäste verlaufen, ob senkrecht zur Längsaxe der Maxillen oder unter einem spitzen Winkel, ist leider nicht angegeben; wir werden aber gleich sehen, dass darauf sehr viel ankommt.

Meine Anschauung von der inneren Muskulatur der Maxillen ist kurz folgende. Zunächst wird jede Maxille von einem Hauptlängsmuskel von der Basis bis zur Spitze durchzogen; derselbe verläuft im unteren Theile der Maxille, wenn wir uns den Rüssel in seiner natürlichen Lage befindlich denken. Von diesem Längsmuskel zweigen sich zahlreiche kleinere Muskeln ab, welche sich in schräger Richtung, also unter einem spitzen Winkel zur Längsaxe der Maxille, an die obere Seite begeben, um sich hier anzuheften. Im Allgemeinen laufen diese Schrägmuskeln ziemlich parallel, sowie sie auch ungefähr dieselbe Dicke haben. Diese Mus-

keln sind manchmal so zahlreich, dass sie unmittelbar nebeneinander liegen, während sie in andern Fällen etwas auseinander gerückt stehen.

Diese Anschauung habe ich nicht auf Grund anatomischer Zergliederung gewonnen, sondern aus der Betrachtung ziemlich durchsichtiger Rüssel. Die beigegebene Figur 28 mag das Gesagte veranschaulichen. Leider vermag ich weitere Einzelheiten über die innere Muskulatur der Maxillen nicht anzugeben. Wenn sich der Rüssel einrollen soll, so werden sich natürlich erst diejenigen Schrägmuskeln contrahiren, welche in der Rüsselspitze sich befinden, und von da schreitet dann die Contraction allmählig nach der Basis zu. Beim Entrollen des Rüssels geht die Erschlaffung der Muskeln dann in umgekehrter Reihenfolge vor sich. Dass die Muskeln schräg verlaufen müssen und nicht etwa senkrecht zur Längsaxe der Maxillen, ist klar. Würde das Letztere der Fall sein, so würde bei den Contractionen offenbar nur die obere Maxillarfläche an die untere herangezogen werden, niemals aber könnte ein Einrollen stattfinden. So aber, wie die Verhältnisse thatsächlich liegen, muss bei den Contractionen der Muskeln nothwendig eine Krümmung des Rüssels eintreten, die in ihrer weiteren Ausführung dann in jene bekannte Spirale übergeht.

2. Nerven.

Ueber die Nerven der Schmetterlingsrüssel besitze ich keine positiven Kenntnisse; in der ganzen mir bekannt gewordenen Literatur über Schmetterlingsrüssel ist gleichfalls Nichts darüber zu finden. Dass überhaupt Nerven vorhanden sind, ist selbstverständlich, und da dieselben sich im Allgemeinen dem Verlauf der Muskeln anschliessen, so werden wir vielleicht einen Hauptnerv annehmen dürfen, welcher sich an den Hauptlängsmuskel anlegt. Zunächst werden dann Aeste in die Schrägmuskeln abgehen; ferner werden Aeste an die Haare und Saftbohrer herantreten. Die beiden Nervenstämme der Maxillen müssen sich vereinigen, resp. von einem Punkte ausgehen. Denn da die Contractionen der Schrägmuskeln in den Maxillen beim Einrollen an entsprechenden Stellen gleichzeitig vor sich gehen müssen, so muss auch die Veranlassung zur Contraction, d. h. der Reiz, gleichzeitig auf die entsprechenden Muskeln einwirken. Der anatomische Beweis für diese Vermuthungen muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

3. Tracheenrohr.

In jede der beiden Maxillen tritt ein Tracheenrohr von der gewöhnlichen Beschaffenheit ein. Es zieht sich in schwachen Windungen durch die ganze Länge der Maxillen hindurch, um in der Spitze derselben blind zu endigen. Einige Beobachter lassen das Ende des Tracheenrohres in viele feine, gleichfalls blind endende Aeste sich auflösen. Dies ist nicht der Fall; wenigstens habe ich es nie beobachtet, und die älteren Beobachter geben auch nicht an, bei welchen Schmetterlingen sie jene Nebenäste gesehen haben wollen.

Eine Beobachtung mag hier Platz finden. Unter einer Anzahl ausgeschlüpfter *Euprepia caja* befand sich ein Exemplar in sehr verkümmertem Zustande. Natürlich untersuchte ich auch den Rüssel. Dabei stellte sich heraus, dass das Tracheenrohr trotz des verkümmerten Zustandes der übrigen Rüsseltheile doch augenscheinlich in normalem Zustande sich befand. Während es im ausgebildeten Rüssel in schwachen Windungen sich durch die Maxille hindurchzieht, sehen wir, dass es hier in dem rudimentären Rüssel zahlreiche starke Krümmungen und Verschlingungen macht, so dass es allein von allen Rüsseltheilen nicht rudimentär geworden ist, sondern seine normale Länge, wie es scheint, beibehalten hat. Jedenfalls eine höchst merkwürdige Erscheinung! Weshalb ist das Tracheenrohr nicht auch verkümmert? Wir haben hier den eigenthümlichen Fall vor uns, dass ein Organ verkümmert, nur ein integrierender Bestandtheil desselben nicht. Ich weiss nicht, ob derartige Fälle schon in grösserer Anzahl bekannt sind; ist das nicht der Fall, so wäre es jedenfalls der Mühe werth, auf dieselben in Zukunft zu achten und nach einer Erklärung derselben zu streben, die ich in dem vorliegenden Falle allerdings nicht zu geben vermag.

Leider muss ich es mit den vorstehenden äusserst dürftigen Angaben über Muskeln, Nerven und Tracheenrohr der Maxillen bewenden lassen. Mögen Andere diese empfindliche Lücke recht bald in umfassender Weise ausfüllen!

VII. Der Verschluss der beiden Rüsselhälften.

In einer früheren Arbeit (Archiv für mikroskopische Anatomie, Band XV) habe ich versprochen, gelegentlich über den

Verschluss der beiden Schmetterlingsrüssel-Hälften eingehender zu berichten, als ich es an jenem Orte gethan habe. Dieses Versprechen soll, soweit es die vorliegenden Beobachtungen gestatten, in diesem Abschnitt eingelöst werden. Wie wir bereits in der geschichtlichen Einleitung erfahren haben, legen sich die Maxillen mit ihren Rändern nicht einfach aneinander, um den Saugkanal zu bilden, sondern sie werden durch besondere, an den Rändern befindliche Vorrichtungen fest zusammengehalten. Diese Vorrichtungen bestehen nach den älteren Beobachtern aus dicht nebeneinander stehenden, übereinander greifenden Haaren. Réaumur sah, dass der Verschluss auf der untern Seite ausser durch diese Haare (filets) auch noch durch eigenthümliche Zahnbildungen hergestellt werde, und er meint, dass diese letzteren den Verschluss allein würden bewirken können, wenn nicht jene filets vorhanden seien. Das ist nicht ganz richtig; wir werden gleich sehen, dass auf der untern Seite die Zahnbildungen allein den Verschluss bewerkstelligen, dass hier die filets ganz fehlen, dass dieselben ausschliesslich auf die obere Seite beschränkt sind.

Bei diesen allgemeinen Angaben ist es nun auch geblieben in der ganzen mir bekannt gewordenen Literatur über Schmetterlingsrüssel — und ich kenne weit mehr als die angeführten Arbeiten — ist nirgendwo eine genaue Darstellung des zum Verschluss der beiden Rüsselhälften dienenden Apparates gegeben. Erst Francis Darwin that einen Schritt weiter; er beschreibt genauer die Zahnbildungen, welche die Maxillen von *Ophideres fullonica* auf der unteren Seite zusammenhalten; eine beigegegebene halb-schematische Abbildung zeigt uns auch die Art und Weise, wie die Zähne oder Haken ineinandergreifen. Wie der Verschluss auf der oberen Seite hergestellt wird, ist F. Darwin nicht ganz klar geworden; er sagt: „the delicate spines on the dorsal surface may perhaps contribute to the same result“, nämlich wie die Zähne der Unterseite zum Verschluss. In der Wirklichkeit sind, wie wir sogleich erfahren werden, diese delicate spines einzig und allein die den Verschluss auf der Oberseite bewirkenden Elemente. Nach Francis Darwin hat dann noch Prof. Vitus Graber in seinem sehr empfehlenswerthen Buche über „die Insecten“ (Band I pag. 154 und 155) eine ziemlich richtige Darstellung unseres Gegenstandes gegeben; auf kleine Fehler werde ich nachher aufmerksam machen.

Ich war früher der Meinung, es würde sich bei ausgedehnter Untersuchung eine bedeutende Mannigfaltigkeit des Verschlies-

sungs-Apparates bei den verschiedenen Schmetterlings-Gruppen herausstellen. Dies hat sich nun freilich nicht bestätigt; im Gegentheil ist, wenigstens nach meinen Untersuchungen, der zum Verschluss der beiden Rüsselhälften dienende Apparat in allen Schmetterlings-Abtheilungen im Wesentlichen derselbe. Diese Thatsache berechtigt uns denn wohl auch zu der Annahme, dass dieser eigentümliche Mechanismus im Verlauf der phylogenetischen Entwicklungsgeschichte der Lepidoptera nur einmal entstanden ist. Er wird sich schon bei den Urschmetterlingen entwickelt haben und von diesen dann auf alle andern Schmetterlinge in ziemlich unveränderter Gestalt durch Vererbung übertragen worden sein.

Da der die beiden Rüsselhälften zu einer Röhre zusammenschliessende Apparat bei allen Schmetterlingen wesentlich derselbe ist, so erzielen wir dadurch eine sehr bedeutende Vereinfachung und Erleichterung unserer Darstellung. Wenn wir uns den Mechanismus an einem noch dazu einfachen Beispiele völlig klar machen, so haben wir damit zugleich den ganzen Gegenstand verstanden, und wir brauchen dann nur noch einige kleine bei verschiedenen Schmetterlingen vorhandene Differenzen kurz anzudeuten, um das Bild zu vervollständigen. Ich wähle zur Erläuterung den Rüssel von einem unseres Sphinx. Welche Species der Zeichnung (Fig. 29) zu Grunde gelegen hat, kann ich leider nicht angeben, da auf dem betreffenden Präparat der Name durch ein Versehen sich nicht vorfindet.

Vor Allem ist zu merken, dass der Verschluss auf der unteren Seite ein ganz anderer ist wie auf der oberen. Unten sind es ineinander greifende Klammerhaken, oben feine Dornen oder Haare, welche die Maxillen zusammenhalten. Da der Rüssel sich ein- und ausrollt, so ist es klar, dass der Apparat nicht einheitlich zusammenhängender sein kann, sondern dass er sich aus vielen einzelnen Stücken zusammensetzen muss, gerade so wie aus demselben Grunde die äussere Chitinbekleidung des Rüssels nicht eine zusammenhängende Masse darstellt, sondern vielmehr aus einzelnen Ringen besteht. Bestände der Schliessapparat nicht aus einzelnen Stücken, sondern stellte er ein zusammenhängendes Ganze dar, so könnte sich eben der Rüssel nicht ein- und ausrollen.

Jede Maxille ist, wie wir wissen, auf ihrer Innenseite rinnenförmig eingedrückt, so dass ein Halbkanal entsteht. An und auf den Rändern der Rinne befinden sich die den Verschluss der Maxillen herstellenden Vorrichtungen. Betrachten wir zunächst den

unteren Verschluss. Bei einem gelungenen Querschnitt durch den Rüssel sehen wir, dass an den Rändern der Rinne auf beiden Seiten je eine ziemlich starke, aus festem Chitin bestehende Klammer sich befindet. Das eine Ende der Klammer ist schärfer umgebogen wie das andere, so dass dadurch ein Haken gebildet wird. Bei zwei benachbarten, nicht derselben Maxille angehörigen, also einander gegenüberstehenden Klammern liegt dieser Haken bei der einen Klammer auf der entgegengesetzten Seite wie bei der andern. Der Verschluss kommt nun dadurch zu Stande, dass der Haken der einen Klammer in die entsprechende Vertiefung der andern Klammer eingreift, wie das in der Zeichnung zu sehen ist (Fig. 29a). Aus der Zeichnung ist auch erkennbar, dass die Art und Weise, wie die Klammern ineinander greifen, zugleich derart ist, dass sowohl ein fester Zusammenhang der beiden Maxillen herbeigeführt wird, als auch ein event. Auseinanderweichen derselben möglich ist. Von der Fläche gesehen repräsentiren sich uns die Klammern als kleine Chitinplatten von der Form eines Parallelogramms. Die einzelnen Klammern liegen selbstverständlich sehr dicht aneinander, da ja sonst der Verschluss ein undichter wäre und dadurch das Saugen erheblich erschwert würde.

Die Gestalt der Klammern unterliegt bei den verschiedenen Schmetterlingen nur ganz unbedeutenden Schwankungen, auf die wir hier gar keinen Bezug zu nehmen brauchen. Dass natürlich die Dicke und die damit in Zusammenhang stehende Festigkeit der Klammern bei verschiedenen Schmetterlingen eine andere ist, ist selbstverständlich, da ja die Rüssel selbst sehr verschieden fest sind. Bei Rüsseln, welche vermöge ihrer Bohrthätigkeit auf vielfachen Widerstand stossen, könnte es bei schwachen Klammern und dadurch bedingtem nicht allzufestem Zusammenhang der Maxillen leicht vorkommen, dass ein Auseinanderweichen der Maxillen einträte. Damit dies verhindert werde, sind bei ihnen die Klammern meist stärker entwickelt, und sie greifen auch fester ineinander.

Wenden wir uns nun zu dem Verschluss der Oberseite. An unserm Durchschnitt durch den Rüssel von Sphinx sehen wir, dass von der unteren Seite der oberen Ränder der Rinnen ein feiner dornartiger Fortsatz ausgeht. Der eine dieser Fortsätze liegt auf dem andern. Graber lässt den Fortsatz auf der einen Seite von der oberen Fläche, auf der andern von der unteren Fläche des Rinnenrandes ausgehen (Die Insecten I. Band Fig. 105). Das ist falsch; beide Fortsätze gehen von der unteren Seite aus

(Fig. 29 b). Diese Fortsätze sind directe Verlängerungen des Rinne-
 nrandes, nicht separate Bildungen. Betrachten wir diese Bil-
 dungen von der Fläche (Fig. 30), so erkennen wir sofort, dass es
 nicht dornartige Fortsätze sind, sondern vielmehr kleine Platten,
 welche übereinander liegen. Die Platten der beiden Ränder, wel-
 che sich entsprechen, decken sich nicht, sondern greifen über-
 einander, so dass eine dem einen Rande angehörige Platte die
 Trennungslinie zwischen zwei unterhalb liegenden theilweise zu-
 deckt; u. z. stehen die Platten unter einem Winkel zur Längsaxe
 des Rüssels.

Zu dem geschilderten Mechanismus können bei vielen (wie es
 scheint, den meisten) Schmetterlingen secundäre Vervollkommnun-
 gen hinzutreten. Dieselben betreffen aber immer nur den oberen
 Verschluss und kommen in allen Fällen in wesentlich derselben
 Weise zu Stande. Es bleibt nämlich gewöhnlich nicht bei jener
 einzigen Reihe von der unteren Seite der Rinne-ränder entsprin-
 genden Platten; vielmehr treten oberhalb derselben noch ein oder
 mehrere Reihen auf. Hier sind es aber meistens keine Platten,
 sondern in der Regel etwas gekrümmte Dörnchen von etwas ver-
 schiedener Grösse und Gestalt bei den verschiedenen Schmetterlin-
 gen. Newport giebt an, dass unterhalb der Spitze dieser Dörn-
 chen noch ein Haken entspringe. Ich habe etwas Aehnliches nur
 bei *Ophideres fullonica* gesehen (Fig. 31). Bei *Vanessa Jo* und
V. Cardui habe ich es nicht gefunden; *V. Atalanta* habe ich da-
 rauf hin nicht untersuchen können; ich weiss also auch nicht, ob
 die Angabe Newport's richtig ist. Bei vielen Schmetterlingen
 hat es den Anschein, als ob solche secundäre Häkchen vorhanden
 wären; allein wie man bei genauerer Betrachtung bald bemerkt,
 hat man es meistens mit einem Beobachtungsfehler zu thun. Wenn
 man eine Reihe von jenen Dornen scharf einstellt, so sieht man
 mitunter etwas unterhalb der Spitze der Dornen eine zweite etwas
 verschwommen erscheinende Spitze. Diese Spitzen gehören aber
 nicht den Dornen der ersten Reihe an, sondern es sind die Spi-
 tzen der Dornen einer zweiten unterhalb der ersten liegenden
 Reihe. Die Dornen stehen meistens weniger dicht zusammen wie
 die Platten, welche den ersten Verschluss herstellen. Auch stehen
 die Dornen nicht senkrecht zur Längsaxe des Rüssels, sondern
 unter einem spitzen Winkel zu derselben, wie das an dem Rüssel
 von *Egybolia* zu sehen ist (Fig. 27). Ferner sind diese Bildungen
 nicht aus Haaren entstanden, sondern es sind directe Verlänge-
 rungen der Rüsseloberfläche; wenigstens ist in keinem Fall der

Bau der Haare an ihnen zu erkennen. Indem die Dornen der entgegengesetzten Seiten über- und ineinander greifen, tragen sie sicher in nicht unbedeutendem Maasse zur Vervollkommnung des Maxillen-Verschlusses bei.

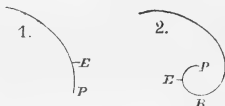
Es hat keinen Zweck einzelne dieser Bildungen näher zu beschreiben; einige Zeichnungen genügen zur Erläuterung (Fig. 32 u. 33). Die vorstehenden Angaben mögen genügen, um den Verschluss der beiden Rüsselhälften klar zu machen. Der Mechanismus ist eben in allen Schmetterlings-Abtheilungen derselbe; die wenigen Abweichungen, welche sich überhaupt vorfinden, sind nur ganz secundärer Natur. Ueber die muthmaassliche phylogenetische Entstehung dieses gewiss sehr eigenthümlichen Apparates vermag ich vorläufig wenigstens noch keine klaren Vermuthungen auszusprechen; aus einer vergleichenden Betrachtung bei verschiedenen Schmetterlingen lässt sich kein sicherer Anhaltspunkt gewinnen. Vielleicht würde sich aber bei eingehender Untersuchung niederer Microlepidoptera etwas herausstellen; diese Schmetterlinge seien daher der späteren Forschung empfohlen.

VIII. Der Mechanismus des Saugens; historisch und kritisch.

Die Art und Weise, wie die Schmetterlinge mit ihrem Rüssel den Nectar der Blumen zu sich nehmen, d. h. der Mechanismus des Saugens, ist nicht von jeher in der richtigen Weise angegeben worden; vielmehr treffen wir einige so merkwürdige Vorstellungen darüber an, dass es mir interessant genug scheint, dieselben hier kurz wiederzugeben. Bei Réaumur finden sich zwei fremde Ansichten, die wirklich sehr eigenthümlich sind. Die erste rührt von einem Herrn Puget. Derselbe vergleicht den Rüssel der Schmetterlinge mit dem der Elephanten; die Saftbohrer stellen gewissermaassen Finger vor, so dass er den ganzen Rüssel dann eine Art Hand nennt. Vermittelst der Finger soll der Schmetterling eine dicke Flüssigkeit (*liqueur ipaisse*) aus den Blumen hervorholen, und indem sich der Rüssel dann einrollt, wird die Flüssigkeit dem Munde zugeführt. Später scheint indess Puget diese Ansicht aufgegeben zu haben und auf die richtige gekommen zu sein, dass nämlich die Schmetterlinge durch einen Canal im Innern des Rüssels saugen.

Der Père Bonnam ¹⁾ hielt die Saftbohrer für Saugwarzen, welche den Saft der Blumen aufsaugen und in die die Maxillen durchziehenden Canäle leiten.

Die Ansicht Réaumur's über den Mechanismus des Saugens will ich in möglichst wortgetreuer Uebersetzung wiedergeben. „Die Bewegungen beim Aufrollen des Rüssels sind im Stande, die in seiner Höhlung befindliche Flüssigkeit circuliren zu lassen; denn eine in den Canal des Rüssels eingetretene Flüssigkeit wird darin aufsteigen können, indem sie beständig niedersteigt wie das Wasser in jener ingenieusen, unter dem Namen der Archimedischen Schraube (*Vis d'Archimède*) bekannten Maschine herabsteigt. Es ist das gerade eine Maschine, von der uns der Rüssel unserer Schmetterlinge eine Vorstellung geben kann. Denn sei *P* das



Ende des Rüssels, und die Flüssigkeit, mit welcher er beladen ist, gehe nur bis *E*; es ist leicht einzusehen, dass, wenn der Schmetterling das Ende dieses Rüssels einrollt, wie in 2, die Flüssigkeit, welche in *PE* ist, einen Trieb nach *B* herabzusteigen haben wird, und dass eine folgende Rollbewegung sie veranlassen wird, dass sie dem Ursprung des Rüssels zugeführt wird.“ Auf diese Weise würde die Flüssigkeit allerdings in die Nähe des Mundes kommen, aber doch nicht in den Körper selbst hinein, da das Ende des Rüssels (der Basaltheil) nicht senkrecht oder schräg nach oben gerichtet ist, sondern eher etwas nach unten. Es bliebe also immer noch zu erklären, wie der Blumensaft diesen letzten Abschnitt des Saugrüssels durchläuft.

Einige Autoren haben angenommen, die Flüssigkeit gelange einfach durch Capillarität in den Mund hinein. Indessen diese Ansicht wird durch die directe Beobachtung leicht widerlegt. Wenn man einen Schmetterling, dessen Rüssel hell und etwas durchscheinend ist, veranlasst, von einer gefärbten Flüssigkeit zu saugen, so sieht man, dass dieselbe nicht gleichmässig in dem Rüssel emporsteigt, sondern ruckweise, entsprechend den einzelnen aufeinander folgenden Saugacten. Stiege die Flüssigkeit durch

¹⁾ Citirt nach Réaumur l. c.

Capillarität in dem Rüssel empor, so dürften die Ruckbewegungen nicht vorkommen, sondern die Bewegung der Flüssigkeit müsste eine gleichmässige sein.

Die nun mitzutheilende Ansicht wurde von sehr vielen Naturforschern, und unter diesen auch von Lamarck vertreten (nach Newport). Wir wissen, dass man früher annahm, der Rüssel der Schmetterlinge bestehe aus einer grossen Anzahl hintereinander gelegener Ringe, zu denen ebenso viele Ringmuskeln hinzukommen sollten. Diesen letzteren schrieb man beim Saugen die erste Rolle zu. Newport giebt an, dass nach der Ansicht Lamarck's und Anderer die Flüssigkeit durch aufeinander folgende Contractionen der Seiten des Rüssels in den Körper hineingepresst werde. Diese Contractionen sollen durch Quermuskeln, offenbar Ringmuskeln, bewirkt werden, Auch diese Vorstellung vom Mechanismus des Saugens ist grundfalsch. Wenn durch solche peristaltische Bewegungen die Flüssigkeit von der Spitze des Rüssels nach seiner Basis geleitet werden soll, so muss sich das Lumen des Canales von der Spitze bis zur Basis fortschreitend verengern. Geschieht denn dies aber durch die Contractionen der Ringmuskeln, die wir einmal annehmen wollen? Offenbar nicht; viel eher tritt das Gegentheil ein! Die Ringmuskeln sollen sich doch in den Maxillen selbst befinden, nicht aber umgreifen sie den ganzen Umfang des Rüssels. Durch ihre Contractionen kann also nur der Durchmesser der einzelnen Maxillen verkleinert werden. Tritt aber das ein, so werden ersichtlicher Weise die Maxillen viel eher etwas von einander entfernt als einander genähert, d. h. das Lumen des Saugkanales wird nicht verengert, sondern erweitert. Es tritt also gerade das Entgegengesetzte von dem ein, was eintreten sollte! Unter Voraussetzung der Richtigkeit der Ansicht Burmeister's, dass das Saugen durch die beiden seitlichen Canäle statthabe, wäre diese Ansicht vielleicht eher annehmbar. Leider hat Newport nicht angegeben, ob diejenigen Naturforscher, welche die besprochene Mechanik des Saugens annehmen, die Ansicht Burmeister's theilen oder nicht.

Kirby und Spence sagen über unsern Gegenstand Folgendes: „Bei Thieren, welche ohne Lungen sind oder durch Luftröhren athmen, muss das Saugen anders vor sich gehen, als in denen, welche durch den Mund athmen, und da in den sehr gestreckten fraglichen Organen (den Rüsseln) die Flüssigkeit einen langen Raum zu durchlaufen hat, ehe sie den Schlund erreicht, so mögen diese Seitenröhren (die Tracheen) auf diese oder die

andere Art im Stande sein, eine Leere in der mittleren Röhre hervorzubringen und so den Durchgang zu erleichtern.“ (Einleitung. Bd. III, pag. 500.)

Ehe ich mich auf eine Besprechung dieser Ansicht einlasse, will ich erst noch die Ansicht Newport's wörtlich übersetzt wiedergeben. „In dem Augenblick, in welchem ein Insect auf eine Blume fliegt, macht es eine heftige expiratorische Anstrengung, durch welche die Luft sowohl aus den den Rüssel durchziehenden Tracheen, als auch aus denjenigen entfernt wird, mit welchen sie im Kopf und im Körper in Verbindung stehen, und von denen einige, wie wir nachher sehen werden, über den Oesophagus und Darmkanal verbreitet sind; in dem Augenblick, in welchem das Thier seinen Rüssel in die Nahrung bringt, macht es eine inspiratorische Anstrengung, durch welche die Röhre erweitert wird, und die Nahrung steigt sofort in derselben empor, um das Vacuum zu ersetzen, und sie wird durch denselben Act dem Munde zugeführt und von da durch die Thätigkeit der Muskeln des Pharynx in den Oesophagus und Magen, ohne irgend eine Unterbrechung der Function des Athmens, indem das beständige Aufsteigen der Flüssigkeit in den Mund hinein unterstützt wird von der Thätigkeit der Muskeln des Rüssels, welche während der ganzen Zeit, in der das Insect Nahrung zu sich nimmt, arbeiten.“ (l. c. pag. 902.)

Sehen wir uns diese Saugtheorie Newport's ein wenig näher an, um ihren wahren Gehalt zu erkennen. Bevor der Schmetterling seinen Rüssel in den Honig hineinsenkt, soll er eine Ausathmung machen. Dadurch wird allerdings aus den Tracheen des Rüssels Luft herausgezogen. Auf das Saugrohr kann das aber keinen Einfluss haben, da dasselbe ja mit der äusseren Luft in offener Verbindung steht. In dem Augenblick, in dem der Schmetterling seinen Rüssel in den Honig senkt, soll eine Einathmung stattfinden; dadurch werden die Tracheen wieder mit Luft gefüllt. Nach Newport wird das Saugrohr erweitert, und die Flüssigkeit tritt sofort in das entstandene Vacuum ein. Weshalb der Saugkanal bei einer Einathmung erweitert werden soll, ist mir unverständlich; derselbe wird überhaupt niemals erweitert. Fände das statt, so gingen die Maxillen auseinander, und der Canal wäre gar kein Canal mehr. Dann sehe ich auch nicht ein, wo und wie bei einer Einathmung in der Röhre ein Vacuum entstehen soll. Endlich sind noch die Rüsselmuskeln beim Saugen theiligt, u. z. meint Newport Ringmuskeln, wie wir wissen.

Die Unterstützung der Ringmuskeln beim Saugen wird er sich also wohl in ähnlicher Weise denken, wie wir das oben kennen gelernt und als unmöglich nachgewiesen haben.

Da solche Ringmuskeln im Schmetterlings-Rüssel thatsächlich nicht vorhanden sind, so können sie beim Saugen auch keine Rolle spielen; aber noch mehr. Mögen wir noch Ringmuskeln oder Längsmuskeln haben, keine von diesen sind in irgend welcher Weise beim Mechanismus des Saugens betheiligt; sie fallen also bei unserem Erklärungsversuch des Saugens ganz weg.

Wie wir sehen, lassen uns alle bis jetzt über das Saugen der Schmetterlinge aufgestellten Theorien im Stich. Daher müssen wir uns nach einer befriedigenderen umsehen. Wir werden dabei erkennen, dass Kirby und Spence der Wahrheit am nächsten gekommen sind.

Das Saugen ganz im Allgemeinen beruht auf der Herstellung eines luftverdünnten Raumes, in den dann die aufzusaugende Flüssigkeit durch den Druck der äusseren Luft hineingepresst wird. Wenn wir mit Hülfe eines Rohres eine Flüssigkeit aufsaugen wollen, so stecken wir das eine Ende des Rohres in die Flüssigkeit, das andere Ende nehmen wir in den Mund, und nun machen wir eine Einathmung, d. h. wir vergrössern die Höhlung des Brustkastens und verdünnen damit die in demselben und in der Röhre enthaltene Luft. Die atmosphärische Luft drückt dann einen Theil der zu saugenden Flüssigkeit in die Röhre hinein. Wir saugen also bei einer Einathmung.

Bei den Schmetterlingen ist die Sache aber gerade umgekehrt. Mit der Athmung, d. h. mit der Function der Tracheen hat das Saugen überhaupt nichts zu thun. Die Tracheen sind von Aussen in den Körper eintretende, im Innern aber blind endende Canäle, die mit dem Lumen des Saugrüssels nicht in irgend welcher Communication stehen. Wodurch wird denn aber die Luft im Innern des Rüssels verdünnt? Der vordere Theil des Verdauungs-Apparates, der zu einem besonderen Saugmagen sich gestaltet hat, erweitert sich; durch diese Erweiterung wird ein luftverdünnter Raum hergestellt, und da der Saugkanal mit dem Saugmagen in Communication steht, so wird auch die in ihm enthaltene Luft verdünnt. In Folge dessen presst die äussere Luft einen Theil der zu saugenden Flüssigkeit in den Rüssel hinein. So ist die Mechanik des Saugens bei den Schmetterlingen.

IX. Literatur-Nachweis.

1. Réaumur: Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Cinquième mémoire. pag. 284—315. (1737.)
2. Jules-César Savigny: Mémoires sur les animaux sans vertèbres. Premier mémoire. (1816.)
3. Brullé: Recherches sur les transformations des appendices dans les Articulés. Annales des Sciences naturelles. Troisième Série: Zoologie. Tom. I pag. 298. (1844.)
4. William Kirby und William Spence: Einleitung in die Entomologie oder Elemente der Naturgeschichte der Insecten. (1823.) Deutsche Ausgabe von Oken. Band I pag. 435. Band III pag. 500.
5. H. Burmeister: Handbuch der Entomologie. (1832.) Band I pag. 67 und 380—381.
6. George Newport: Insecta. Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol. II pag. 900—902. (1836—1839.)
7. Christian Ratzeburg: Die Forstinsecten. II. Theil. Die Falter. (1840.)
8. Georg Gerstfeldt: Ueber die Mundtheile der saugenden Insecten. pag. 64 u. flg. (1853.)
9. Fritz Müller: Die Maracujáfalter. Stettiner Entomologische Zeitung. (1877.) pag. 494.
10. J. Künckel: Les Lépidoptères à trompe perforante, destructeurs des oranges. Comptes Rendus. (1875.) pag. 397—400.
11. Francis Darwin: On the structure of the proboscis of *Ophideres fullonica*, an orange-sucking moth. Quarterly Journal of microscopical Science. Vol. XV. New Ser. pag. 385—390. (1876.)
12. Reginald Bligh Read: Lepidoptera having the autlia terminal in a teretron or borer. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. (1878.)
13. Vitus Graber: Die Insecten. I. Theil: Der Organismus der Insecten. pag. 154—156.
14. Wilhelm Breitenbach: Vorläufige Mittheilung über einige neue Untersuchungen an Schmetterlingsrüsseln. Archiv für mikrosk. Anatomie. Band XIV pag. 308—317. (1877.)

15. Wilhelm Breitenbach: Untersuchungen an Schmetterlingsrüsseln. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Band XV pag. 8—29. (1878.)

16. Wilhelm Breitenbach: Ueber Schmetterlingsrüssel. Entomologische Nachrichten von D. F. Katter. V. Jahrg. No. 18 pag. 237—243. (1879.)

Vergleiche ausserdem die verschiedenen zoologischen Handbücher.

X. Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Fig. 1. Ein kleines Stück der Rüsseloberfläche von *Pieris*, dicht an der Rüsselspitze.

Fig. 2. Dasselbe, etwas weiter der Basis des Rüssels zu gelegen.

Fig. 3. Dasselbe, noch etwas näher von der Basis.

Fig. 4. Ein kleines Stück der Rüsseloberfläche von *Egybolia Vaillantina*. Der Pfeil zeigt nach der Rüsselspitze.

Fig. 5. Die Rüsselspitze von *Argynnis*.

Fig. 6. Ein Stück der Oberfläche desselben Rüssels, dicht an der Spitze.

Fig. 7. Dasselbe etwas weiter der Rüsselbasis zu gelegen.

Fig. 8. Dasselbe noch weiter von hinten.

Fig. 9. Stück der Rüsseloberfläche von *Agraulis Juno*.

Fig. 10. Dasselbe von *Anartia Amalthea*.

Fig. 11. Dasselbe von *Epicalia Numilia*.

Fig. 12. Kleines Stück einer Maxille von *Macroglossa*, aus der Nähe der Rüsselspitze.

Fig. 13. Stück der Rüsseloberfläche von *Pieris*.

Fig. 15. Saftbohrer von *Vanessa Cardui*.

Fig. 16. Saftbohrer von *Eurema Lethe*; *a* von der Fläche, *b* von der Seite gesehen.

Fig. 19. Saftbohrer von *Lycaena*.

Tafel V.

Fig. 14. Einfache Haare von der Oberfläche eines Schmetterlingsrüssels.

Fig. 17. Saftbohrer mit radialen Längsplatten. (*rp* = Radialplatten.)

Fig. 18. Saftbohrer von *Pieris*.

Fig. 20. Saftbohrer von *Arge Galathea*.

Fig. 21. Saftbohrer von *Epicalia Numilia*. *a* von der Fläche, *b* von der Seite.

Fig. 22. Saftbohrer von *Scoliopteryx libatrix*; erste Form.

Fig. 23. Saftbohrer von *Scoliopteryx libatrix*; zweite Form.

Fig. 24. Saftbohrer von *Egybolia Vaillantina*.

Fig. 25. *a* und *b*. Saftbohrer einer australischen Motte.

Fig. 26. Widerhaken von der Spitze von *a* derjenigen Motte, der die Saftbohrer Fig. 25 entstammen, *b* *Ophideres fullonica*.

Fig. 28. Optischer Längsschnitt durch einen Theil einer Maxille von *Pieris*, um die Anordnung der Muskulatur zu zeigen. *lm* Längsmuskel. *sm* Schrägmuskeln. *r* Rinne oder Halbkanal der Maxille (halbschematisch).

Fig. 29. Querschnitt durch den Rüssel von *Sphinx* sp., um den Verschluss der beiden Maxillen zu zeigen. *a* Untere Seite. *b* Obere Seite. *c* Saugkanal. *tr* Trachee (halbschematisch).

In Fig. 14 bedeutet: *cm* Haarschaft; *cy* der die Basis des Haarschaftes umgebende Chitinring. In allen andern Figuren dieser Tafel: *cm* Centralmasse, dem Haarschaft homolog; *cy* die Centralmasse umhüllender Chitincylinder, dem Chitinring bei den Haaren homolog; *z* Zähne. In Fig. 26 ist *w* der Chitinwall, der die Grube umgiebt, in der die Widerhaken eingesenkt sind.

Tafel VI.

Fig. 27. Die Spitze des Rüssels von *Egybolia Vaillantina*, von oben gesehen. Die äusserste Spitze des Rüssels ist scharf kegelförmig und mit zahlreichen Widerhaken besetzt, die keine streng regelmässige Anordnung erkennen lassen. Auf der Oberfläche des Rüssels bemerkt man zwischen den Widerhaken längere und kürzere Chitinstücke von unregelmässiger Gestalt. Von der Stelle an, an welcher die Widerhaken aufhören, wird der Rüssel mehr cylindrisch, und hier stehen auf seiner Oberfläche zahlreiche Saftbohrer von der in Fig. 24 abgebildeten Form. Das mit diesen Saftbohrern besetzte Stück des Rüssels ist etwas länger als die mit den Widerhaken bewaffnete Spitze.

Die beiden Rüsselhälften sind etwas auseinander gerückt; auf der einen Seite sieht man einige der Chitinklammern (*chk*), welche den Verschluss auf der untern Seite herstellen. Auf der obern Seite bemerkt man sehr zahlreiche jener dornartigen Bildungen, welche durch Ineinandergreifen und Uebereinanderlegen den oberen Verschluss der

Maxillen bewerkstelligen. Dieselben sind in Wirklichkeit aber weit zahlreicher und stehen viel dichter zusammen wie in der Zeichnung.

Fig. 30. Maxillenverschluss der Oberseite des Rüssels von *Lycæna*, von der Fläche gesehen.

Fig. 31. Die zum oberen Maxillenverschluss dienenden Dornen vom Rüssel von *Ophideres fullonica*.

Fig. 32. Dasselbe von *Noctua libatrix*.

Fig. 33. Dasselbe von *Catocala nupta*.

Ueber die Augenmuskelnerven der Ganoiden.

Von

Dr. Heinrich Schneider

aus Saalfeld.

Hierzu Tafel VII und VIII.

Die ersten zusammenhängenden Mittheilungen über die Nerven der den Augapfel bewegenden Muskeln in der Klasse der Fische finden sich, abgesehen vorläufig von *Lepidosteus*, in dem Werke von Stannius: Das peripherische Nervensystem der Fische. Dieser Forscher spricht sich zunächst dahin¹⁾ aus, dass ganz allgemein sämmtlichen Fischen mit alleiniger Ausnahme des *Amphioxus* und der *Myxinoiden* selbstständige Augenmuskelnerven zukommen. Was den Ursprung der einzelnen Nerven anlangt, so soll der *Nerv. trochlearis* aus den *Crura cerebelli ad corpora quadrigemina* entstehen und zwischen *Lobus opticus* und *Cerebellum* aus der Hirnsubstanz hervortreten, ferner soll der *Nerv. oculomotorius* von der vorderen Pyramide oder dem *Pedunculus cerebri* entspringen und endlich der *Nerv. abducens* sehr weit hinten aus den Pyramiden der *medulla oblongata* sich entwickeln. Wenn irgendwo Anomalien des selbstständigen Verlaufes der Art vorkommen, dass entweder einzelne oder alle Augenmuskelnerven aus der Bahn des *Nerv. trigeminus* zu entstehen scheinen, so sind dies seiner Ansicht nach einestheils nur Anlagerungen beider Nervenstämme, andernteils werden sie hervorgerufen durch Ablösungen einzelner Theile und Uebertritt in das *Trigeminus*-Gebiet. Selbst von einer untergeordneten Betheiligung des *Nerv. quintus* bei der Versorgung des Auges glaubt Stannius absehen zu müssen; „denn“, sagt er, „nirgends scheinen accessorische Fäden aus dem *Trigeminus* in die Augenmuskeln zu treten.“ Sehr bestimmt äussert er sich auch über oder vielmehr gegen das Vorhandensein eines

¹⁾ Das peripherische Nervensystem der Fische von Dr. H. Stannius. Rostock 1849. S. 16—20.

Ganglion des Oculomotorius: „niemals finden sich in den Augenmuskelnerven gangliöse Elemente.“ Endlich ist er auch ein entschiedener Gegner derjenigen Ansicht, welche die Augenmuskelnerven, insbesondere den Nerv. oculomotorius als einen den Spinalnerven gleichwerthigen Hirnnerven auffasst. Er spricht sich über diesen Punkt folgendermassen aus ¹⁾: „Auch (vorher ist von der Vergleichung der höheren Sinnes- und der Spinalnerven die Rede gewesen) der Parallelisirung der Augenmuskelnerven mit Spinalnerven stellen sich, wegen ihrer eigenthümlichen Ursprungsverhältnisse, des ihnen zukommenden Mangels an Ganglien und der ausschliesslichen Vertheilung ihrer ungemischten Primitivröhren in den, auch ihrerseits mit Muskeln der Wirbelsäule durchaus nicht vergleichbaren, Muskeln eines Sinnes-Apparates so unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen, dass von einer solchen nicht füglich die Rede sein kann.“

Während von dieser Seite also von einer Vergleichung der Augenmuskelnerven mit Spinalnerven vollständig Abstand genommen wurde, stellte man von andrer Seite eine Theorie auf, nach der vorzüglich der Nerv. oculomotorius und der Nerv. abducens, weniger der Nerv. trochlearis, nicht als selbstständige Nerven aufzufassen, sondern der Trigeminus-Gruppe zuzurechnen sind. Der hauptsächlichste Vertreter dieser Ansicht, Gegenbaur, welcher seine Untersuchungen über diesen Gegenstand allerdings zunächst in der Klasse der Selachier vornahm ²⁾, stützt sich hierbei auf folgende Punkte; einmal „darauf, dass die Augenmuskelnerven in Muskeln einer Region sich verzweigen, deren Hauttheile vom Trigeminus versorgt werden, und 2) auf die bei manchen Fischen und Amphibien vorkommende Verbindung mit dem Trigeminus. Er fand, dass dieselbe entweder derart sei, dass discrete Nervenwurzeln in den Trigeminus eingehen, oder dass ohne das Bestehen solch discreter Wurzeln der Trigeminus die bezüglichlichen Muskeln versorgt“.

Auch der selbstständige Austritt dieser Nerven — so lässt er sich weiter über diese Frage aus — fällt als Gegengrund weg, sobald man das Verhalten der Spinalnerven beachtet, deren motorische Wurzeln gleichfalls getrennt von den sensiblen die Wandung des Rückgratcanales durchsetzen. Es ist also nur der Um-

¹⁾ l. c. S. 125.

²⁾ Ueber die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Band VI, 1871, S. 548 u. 549.

stand, dass die Augenmuskelnerven nicht zusammen durch eine gemeinschaftliche Schädelöffnung austreten und dass sie ausserhalb des Cranium keine Verbindung mit dem zweiten Trigeminus-Aste eingehen, auffallend und unerklärt. Beides wird verständlicher durch die Beachtung der getrennt liegenden Endgebiete und der sofort nach dem Austritte aus der Schädelwand sich ergebenden Endverbreitung. Auch dadurch kann man begreifen, dass die Orbitalwand erst mit der Entstehung des Auges eine bedeutende Ausdehnung gewann, so dass anfänglich nahe beisammen liegende Theile auseinandertrückten. Als eine bis jetzt unlösbare Frage bleibt noch die Entfernung der Ursprungsstätten dieser Nerven, namentlich das Verhältniss des Oculomotorius zum Trochlearis und Abducens bestehen. Selbst nur zur Besprechung dieser Frage bedürfte es einer tieferen Erkenntniss des Gehirnes, namentlich seines vorderen Abschnittes.

Daraus geht aber hervor, dass die ganze Theorie auf unsicherem Boden ruht und Gegenbaur giebt dies selbst zu, wenn er fortfährt: „Ich halte daher die von mir aufgestellten Beziehungen der genannten Nerven zu einander einer ferneren Begründung bedürftig und kann für meine Ansicht vorerst nur einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen. Die für die hintere Abtheilung der Hirnnerven aus der Vergleichung hervorgegangenen Auffassungen gestalten sich demnach viel weniger bestimmt für die vorderen; das dort verhältnissmässig einfache und klare wird hier dunkel und complicirt und es bleibt auch bei der genauesten Prüfung manches problematisch.“ Gewissermassen als Erklärung hierzu dient dann weiterhin die Stelle, in der er sagt: „je weiter nach vorn, desto mehr verliert sich der einfache Typus der Spinalnerven, wie ja auch das Gehirn, welches in seinem hintern Theile noch Anlehnung an den Bau der Medulla zeigt, in seinem vorderen Abschnitt sich mehr und mehr differenzirt.“

Soweit lässt sich in der oben genannten Schrift Gegenbaur über die Frage nach der Auffassung der Augenmuskelnerven aus; in einem späteren Werke ¹⁾ kommt er nochmals auf diesen Punkt zurück und hier äussert er sich ohne Vorbehalt und bestimmt in folgender Weise: „Die Nerven der Augenmuskeln erscheinen als motorische discret austretende Wurzeln eines Theiles des Trigeminus; ihre im Verhältniss zum Trigeminus veränderte Lage er-

¹⁾ Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere von Dr. C. Gegenbaur. 3. Heft: Das Kopfscelet der Selachier; ein Beitrag etc. Leipzig: bei Wilhelm Engelmann. 1872. S. 289 u. 290.

klärt sich aus den mit der Entfaltung der Orbita zusammenhängenden Modificationen des Cranium.“

Allein gegen diese Anschauung wurden bald andre Stimmen laut, welche sich für Selbstständigkeit der Augenmuskelnerven aussprachen. So erklärt P. Fürbringer in seinen Untersuchungen über die Cyclostomen ¹⁾, wie schon Stannius, dass eine eigentliche Verschmelzung der betreffenden Nerven mit dem Trigeminus nirgends sicher constatirt sei; im Gegentheil, wie er sagt, bieten alle Wirbelthiere, soviel in dieser Hinsicht untersucht sind, die Augenmuskelnerven in discretem Zustande dar, gesondert entspringend und gesondert zu den betreffenden Muskeln verlaufend. Speciell über den Nerv. trochlearis und den Nerv. abducens äussert er sich: „ein zwingender Grund, diese beiden Nerven als Zweig des Trigeminus zu beurtheilen, liegt zunächst nicht vor: die Angaben Hyrtl's und Müller's, dass bei Lepidosiren und Lepidosteus die Augenmuskelnerven vom Trigeminus abtreten, bedürfen noch sehr der Bestätigung.“ Was die anatomischen Verhältnisse anlangt, treten nach seinen Untersuchungen allerdings Trochlearis, Abducens und Trigeminus gemeinsam aus dem Schädel, allein Fürbringer glaubt durch den Nachweis des verschiedenen Faserverlaufes der einzelnen Nerven zu der Annahme der Selbstständigkeit des vierten und sechsten Hirnnerven berechtigt zu sein. Diese letzteren Thatsachen sind indessen auch nicht von grossem Belang, da sie nach neueren Forschungen nicht sicher feststehen; so giebt Wiedersheim ²⁾ an, dass er sich nicht von dem gemeinschaftlichen Austritt des Trochlearis mit Trigeminus und Abducens habe überzeugen können.

Ebenso wie Fürbringer, der übrigens aus leicht begreiflichen Gründen in seiner Arbeit eine Vergleichung der Augenmuskelnerven mit Spinalnerven nicht anstellt, treten später auch andre, namentlich englische, Forscher für die Selbstständigkeit des dritten, vierten und sechsten Hirnnerven ein. Vorzüglich Balfour ³⁾ und Marshall ⁴⁾ weisen auf dem Wege der Entwicklungsge-

¹⁾ Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Musculatur des Kopfesceletes der Cyclostomen von Dr. Paul Fürbringer. Jena 1875. S. 60. Anm. 4.

²⁾ Morphologische Studien von Dr. Robert Wiedersheim. I. Das Gehirn von *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri* mit besonderer Berücksichtigung der spinalartigen Hirnnerven. Jena 1880. S. 21.

³⁾ Balfour, Development of the elasmobranch fishes.

⁴⁾ Milnes-Marshall, The Development of the cranial nerves in the chick. 1878.

schichte nach, dass beim Hühnchen die ganze Anlage der Augenmuskelnerven getrennt von der des fünften Hirnnerven geschieht, dass beide vollständig gleichwerthig neben einander sich entwickeln und dass der Oculomotorius ebenso gut wahrscheinlich ein eignes Segment und zwar vorderes Kopfsegment versorgt, wie jeder andere Spinalnerv auch. Diesen Angaben widerspricht nicht, was His¹⁾ in seinen Untersuchungen über die erste Entwicklung des Hühnchens in Betreff der Entstehung des Ganglion ciliare und der Augenmuskelnerven mittheilt, obwohl er seine Befunde in anderer Weise deutet.

Zu allen diesen Angaben kommen nun endlich noch die jüngst erschienenen Mittheilungen von Schwalbe²⁾, der auf Grund zahlreicher Zusammenstellungen aus der Literatur und umfassender eigner Untersuchungen in fast sämtlichen Klassen der Wirbelthierreihe sich ebenfalls dahin ausspricht, dass der Oculomotorius nicht als ein Zweig der Trigeminus-Gruppe anzusehen ist, sondern als ein selbstständiger segmentaler Kopfnerv eines vorderen Hirnabschnittes gedeutet werden muss. Und zwar stützt er diese Ansicht unter Anderem auf den, auf dem Wege der vergleichenden Anatomie erbrachten Nachweis eines Ganglion oculomotorii, welches den Spinalganglien vollständig homolog ist. Auch auf die Frage nach der Stellung des Nerv. trochlearis in der Reihe der übrigen Hirnnerven geht Schwalbe³⁾ näher ein und gelangt zu dem Resultat, dass dieser Nerv entweder als eine abgelöste dorsale Wurzelportion des Trigeminus, oder aber als eine dorsale selbstständig verlaufende Wurzel des Oculomotorius anzusehen ist. Für diese letztere Möglichkeit spricht vor allen Dingen der gemeinsame Ursprung beider Nerven aus dem Mittelhirn und es wäre dann der Trochlearis ein selbstständig verlaufender dorsaler Ast des Oculomotorius. Dieser Auffassung schliesst sich auch Wiedersheim in seiner oben citirten Schrift an und benutzt dieselbe gleichzeitig als Beweis dafür, dass der vierte Hirnnerv auch sensible Elemente enthalte, welche übrigens Schwalbe bei einem Selachier direct nachweisen konnte.

Es würde viel zu weit führen, auf alles das, was Schwalbe in der citirten Schrift zur Begründung seiner Auffassung anführt, näher einzugehen; für die Zwecke dieser Arbeit dürfte wohl auch

¹⁾ Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.

²⁾ Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XIII. Heft 2. Das Gangl. oculomotorii S. 260.

³⁾ l. c. S. 255—260.

das Mitgetheilte vollständig genügend sein, um so mehr, als weiter unten ein Zurückkommen auf jene Deductionen unvermeidlich sein wird; es mag daher genügen, hier noch jener Stelle Erwähnung zu thun, welche zur Entstehung der vorliegenden Arbeit geführt hat. Da nämlich, wo es sich um die Auffindung eines Ganglions in der Klasse der Ganoiden handelt, findet sich in den Zusammenstellungen eine nur höchst ungenügend ausgefüllte Lücke. Ueberdies war die Angabe J. Müller's, dass bei *Lepidosteus* die Augenmuskelnerven aus dem Trigeminus hervorgehen, einer genauen Prüfung zu unterwerfen. Schwalbe selbst hatte bereits an allerdings schlecht conservirtem Material Gelegenheit gehabt, die Richtigkeit jener Angabe zu bezweifeln. Durch eine Sendung ausgezeichnet conservirter Köpfe von *Lepidosteus*, welche Herr Professor Agassiz die grosse Güte hatte, der anatomischen Anstalt zu Jena auf Bitte des Herrn Prof. Schwalbe zu übersenden, wurde ich nun in die Lage versetzt, das Verhalten der Augenmuskelnerven zum Trigeminus bei *Lepidosteus* vollständig sicher festzustellen und so auch diesen Einwand gegen die Selbstständigkeit des Oculomotorius zu beseitigen.

Meine Untersuchungen sind in dem anatomischen Institut zu Jena ausgeführt worden. Ausser *Lepidosteus* haben mir von den in die Gruppe der Ganoiden gehörigen Fischen zur Verfügung gestanden einerseits *Accipenser Sturio* und *Scaphirhynchus*, andererseits *Amia*. Für die so ausserordentlich liberale Unterstützung mit *Lepidosteus*-Material sei an dieser Stelle Herrn Prof. Agassiz mein aufrichtigster Dank ausgesprochen. Desgleichen kann ich nicht umhin, Herrn Hofrath Schwalbe für die Freundlichkeit, mit welcher er sich meiner Arbeit angenommen hat, meinen besten Dank auszusprechen.

Die zur Verfügung stehenden Exemplare von *Accipenser*, *Scaphirhynchus* und *Amia* waren alle durch Alkohol längere Zeit conservirt worden. Die Methode der Untersuchung geschah mittelst Scalpel und Pincette bei den älteren Alkoholpräparaten und zum Theil auch bei den frischeren Objecten des *Lepidosteus*, anderntheils aber wurde hier auch die für diese Untersuchungen so ausserordentlich günstige Behandlung mit 20procentiger Salpetersäure in Anwendung gebracht und ergab vorzügliche Resultate. Es geht daraus hervor, dass dieselbe nicht nur bei ganz frischen Objecten anwendbar ist, sondern auch bei solchen, die bereits mehrere Wochen in Alkohol conservirt sind. Dass die Präparation mit dem Messer übrigens in einzelnen Fällen, namentlich gegenüber den

feinen, oft kaum sichtbaren Fäden der Ciliarnerven, unzulänglich erscheint, ist mir wohl bewusst, doch genügt sie immerhin, um mit Sicherheit die gröberen anatomischen Verhältnisse der Augenmuskelnerven constataren zu können. Behufs Erlangung einer klaren Einsicht in die feineren histologischen Verhältnisse der Nerven wurden dieselben in toto mit Hämatoxylin oder Carmin gefärbt und blieben dann einige Zeit in Glycerin liegen, wodurch die derbe Bindegeweshülle, welche, dem Nervenstrang eng anliegend, die Untersuchung sehr erschwert, sich um vieles leichter abstreifen liess.

Abgesehen nun zunächst von *Lepidosteus*, dessen Beschreibung gesondert folgen soll, ist vor allem ein selbstständiger Ursprung des Nerv. oculomotor. und des Nerv. trochlearis bei sämtlichen untersuchten Fischen zu constataren. Der dritte Hirnnerv liess sich bei allen Objecten mit grösster Leichtigkeit bis zu seiner Austrittsstelle aus dem Gehirn verfolgen, schwieriger war dies schon beim vierten Hirnnerven, doch gelang es bei *Accipenser Sturio* und *Amia* gleichfalls, denselben vollständig frei zu legen. Dagegen konnte der Austritt aus dem Gehirn bei *Scaphirhynchus* nicht aufgefunden werden; allein es ist wohl annehmbar, dass wie bei den übrigen Gliedern der Gruppe der Nerv auch hier selbstständig ist, zumal von einem Abgange desselben vom Oculomotorius oder von einem Aste des Trigemini keine Spur zu entdecken war. In den beiden sicher constatirten Fällen trat der Nerv aus der Seitenfläche des Gehirns näher der Basis aus der Furche hervor, welche die Grenzlinie zwischen dem ursprünglichen dritten und vierten Hirnbläschen, also zwischen Mittel- und Hinterhirn bildet (Figur I Gehirn vom Stör, 4).

Die Austrittsstelle des Oculomotorius lag dagegen stets an der Basis des Gehirns in oder vielmehr direct hinter der oben beschriebenen Furche (Figur I, 3).

Was den sechsten Hirnnerven betrifft, so nimmt man von ihm allgemein¹⁾ an, dass er als selbstständiger Nerv aus dem Gehirn tritt. Seinen Ursprung sicher nachzuweisen, ist mir leider der ausserordentlichen Feinheit desselben wegen bei *Scaphirhynchus* und *Amia* nicht gelungen, dagegen liess er sich bei *Accipenser* bis dicht an die Hirnsubstanz freipräpariren. Er entsprang hier aus der Basis des Nachhirnes unter dem hintern Theile des Wur-

¹⁾ Stannius: Peripheres Nervensystem der Fische S. 17.

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XIII Heft 2, das Ganglion oculomotorii S. 246.

zelcomplexes des Trigemini facialis und wandte sich direct nach aussen und etwas nach unten, so dass er sehr tief unter dem Ganglion Gasseri in die Schädelwand eintrat. An die hintere untere Fläche dieses Ganglions legt er sich eng an und erscheint an der vorderen Ecke desselben in der Augenhöhle. Ebenso wie hier bei *Accipenser Sturio* tritt er, um dies sogleich zusammen zu stellen, auch bei den andern Ganoiden in die Orbita. Im weiteren Verlauf liegt er bei allen unterhalb des Ramus ophthalmicus des fünften Kopfnerven, aber über allen andern vom Ganglion trigemini nach vorn gehenden Zweigen desselben. Er versorgt ausschliesslich den *Musc. rectus lateralis*, ist seiner Function nach also nur motorisch. Anastomosen geht er nach seinem Eintritt in die Augenhöhle nicht ein.

Kehren wir nun zu den beiden andern Augenmuskelnerven zurück, so gestaltet sich deren Verlauf innerhalb der Schädelhöhle, die bekanntlich vom Gehirn bei weitem nicht ausgefüllt wird, derart, dass bei allen Ganoiden der Eintritt des Trochlearis in die Schädelwand mehr nach vorn und oben, d. h. dorsal, liegt, als der des Nerv. oculomotorius. Die innere Fläche der Schädelwand von *Accipenser* ist nicht gleichmässig, sondern besitzt seitlich drei bogenförmige Auswölbungen mit der Convexität nach aussen. In der vordersten derselben, die sich vom Eintritt der Nervi olfactorii bis zum Mittelhirn erstreckt, verlaufen der Trochlearis und Oculomotorius nebst dem Nerv. opticus in der Reihenfolge, dass der Trochlearis, wie gesagt, am weitesten vorn und dorsal zu finden ist, hinter ihm fast ganz am Boden der Schädelhöhle der Opticus eintritt und wieder etwas nach hinten, ziemlich in der vertikalen Mitte der Seitenwand der Oculomotorius verläuft. Die zweite Ausbuchtung wird durchzogen vom Wurzelcomplexe des Trigemini facialis, sowie vom Abducens und die dritte am weitesten nach hinten gelegene vom Nerv. acusticus und den übrigen Hirnnerven ¹⁾.

¹⁾ Im Anschluss hieran möchte ich eine Bemerkung einschalten, die bereits schon einmal, nämlich von B. Vetter in dessen „Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische“ (Band XII der Jena'schen Zeitschrift für Naturwissenschaft. 1878. S. 470) gemacht worden ist. Vetter spricht dort die Vermuthung resp. die Ansicht aus, dass Stannius bei seinen Untersuchungen über die peripheren Nerven der Fische unmöglich *Accipenser Sturio* benutzt haben könne, da dessen Angaben in vielen Dingen gar nicht mit den thatsächlichen Verhältnissen in Einklang zu bringen seien. Hauptsächlich die von Stannius gegebene

Im Cranium von *Scaphirhynchus* und *Amia*, deren Schädelwand die Auswölbungen nicht aufweist, liegen gleichfalls die beiden Augenmuskelnerven mit dem Nerv. opticus der Art angeordnet, dass, von vorn nach hinten gezählt, zuerst der Trochlearis kommt, dann der Opticus und endlich der Oculomotorius. Dabei liegt der erste ebenfalls am meisten dorsal, mehr nach der Basis cranii zu der Oculomotor. und am tiefsten d. h. am meisten ventral der Nerv. opticus. Der Kanal für den Trochlearis erstreckt sich in der Schädelwand, gemäss der Lage des zu versorgenden Muskels, in der Richtung von vorn nach hinten und ist desshalb der längste, wogegen der des Oculomotorius sehr kurz ist, ventrale Neigung von innen nach aussen hat und fast in einer Frontalebene liegt.

In der Augenhöhle endlich gestaltet sich der weitere Verlauf in den beiden Klassen der Ganoiden etwas verschieden, und zwar in Bezug auf das Verhalten zum Ram. ophthalmicus des Nerv. trigem. Dieser Nervenast durchzieht bei sämtlichen Ganoiden die Augenhöhle gerade von hinten nach vorn in einiger Entfernung von der medialen Wand, bei *Lepidosteus*, wie wir später sehen werden, an dieselbe angeheftet und verläuft stets über sämtlichen Augenmuskeln. Der Trochlearis von *Accipenser* und *Sca-*

nen Notizen über die Endverbreitung verschiedener Aeste des Nerv. facialis, sowie des Nerv. maxillaris inferior, welche durchaus nicht mit den von mir gefundenen Resultaten übereinstimmen wollten, veranlassten mich, der von Vetter aufgestellten Behauptung mehr Beachtung zu schenken, und ich muss jetzt, wenigstens was die Kiefermuskulatur und deren Innervation betrifft, derselben vollständig zustimmen. Es ist gar nicht anders möglich, als dass Stannius eine andere Art untersucht hat, denn es ist nicht wohl annehmbar, dass ein Untersucher wie er die einfachsten Verhältnisse, wie sie z. B. für den von Vetter so genannten Musc. constrictor superficialis (l. c. S. 468—472) bestehen, übersehen haben sollte. Gerade über diesen so leicht auffindbaren Muskel macht er entweder gar keine oder über einige Theile desselben nur unrichtige Angaben und wie hier, so ist es auch an andern Stellen der Fall. — Was die Innervation dieses einmal genannten Muskels übrigens betrifft, so bin ich in der Lage, die Angaben Veters dahin zu ergänzen, dass von den sechs Portionen, in die der ganze Muskel zerfällt, die erste, die zweite und die sechste versorgt wird von einem Endaste des Maxillaris inferior Nervi trigemini, der zu diesem Behufe erst den Belegknorpel des Unterkiefers durchbohren muss, dass dagegen die dritte, vierte und fünfte Portion ihre Nerven erhält vom Ram. hyoideus Nervi facialis, der auf der breiten lateralen Fläche des Os hyomandibulare an der Seite des Kopfes herabläuft.

phirhynchus verhält sich nun so, dass er dorsal vom Ram. ophthalmicus aus der Knorpelwand tretend direct an denselben herabgeht, bis er in gleiche Höhe mit dem genannten Aste des Trigemini kommt. Alsdann wendet er sich im rechten Winkel um die untere Fläche desselben herum, durch Bindegewebe ziemlich eng an ihn angeheftet und geht nun in einem der vorderen Augenhöhlenwand fast parallelen Bogen über sämmtlichen Augenmuskeln nach der vorderen, lateralen, dorsalen Ecke der orbita, wo er den *Musc. obliquus superior* innervirt. Bei *Amia* (und dies sei hier erwähnt, auch bei *Lepidosteus*) ist sein Verhalten insofern abweichend, als sein Eintritt in die Augenhöhle nicht mehr dorsal vom Ram. ophthalmicus, sondern ventral von demselben erfolgt, so dass also eine Kreuzung nicht mehr stattfindet. Im übrigen ist sein weiterer Verlauf wie bei den Knorpelganoiden. Ob sich sensible Elemente in ihm finden, oder anders ausgedrückt, ob er auch noch andere Gebilde versorgt, wie dies z. B. bei Selachiern¹⁾ constatirt ist, muss einer erneuten Untersuchung überlassen bleiben; was dafür spricht, wird später Berücksichtigung finden.

Was nun den Endverlauf des Nerv. oculomotorius betrifft, so hat er bei den drei Fischen das Gemeinsame, dass er entweder schon in der Schädelwand oder doch kurz nach seinem Austritt aus derselben einen für den *Musc. rectus superior* bestimmten Ast abgibt, welcher je nach der Stärke des betreffenden Muskels sich richtet und direct denselben versorgt. Die Austrittsstelle ist, wenn die Theilung innerhalb des Knorpels erfolgt, beiden Aesten gemeinsam, liegt überhaupt bei allen schräg nach oben, hinten vom Austritt des Nerv. opticus, meist in der Frontalebene der Insertion der Augenmuskeln und dorsal von denselben, stets aber ventral vom Ram. ophthalmicus des Trigemini, mit dem der Oculomotorius überhaupt keine Communication hat. Der Ast für den *Musc. rectus superior* entspricht dem gleichnamigen Ast des Oculomotor. des Menschen für den *Musc. rectus superior* und *levator palpebrae superioris*. Der andere Theil des Nerven, Ramus inferior, tritt nach Abgabe einiger Fädchen, welche in dem Zwischenraume zwischen *Musc. rectus super.* und *rectus lateralis* nach aussen zum *bulbus oculi* verlaufen (Fig. I, c¹), zwischen den beiden genannten Muskeln in den von den geraden Augenmuskeln gebildeten Kegel, wendet sich unter den Stamm der Nerv. opticus hinab, und versorgt, wie bei den höheren Wirbelthieren, mit

¹⁾ Zeitschrift für Naturwissenschaft. Band XIII Heft 2 S. 186.

zwei kürzeren Seitenzweigen die *Musc. rectus infer.* und *rectus medialis*, sowie mit dem nach der Lage dieses Muskels länger gestreckten Endast den *Musc. obliquus inferior*. An der Stelle, wo er sich in die beiden Endäste theilt, gehen wiederum einige feine Fäden ab, die mit der Versorgung der Muskeln nichts zu thun haben, sondern an dem *Musc. rect. medialis* entlang lateralwärts nach dem *bulbus* zu verlaufen, leider aber nicht bis an ihr Ende zu verfolgen waren (Fig. I, c^2).

Wenden wir uns nun nach Darlegung der makroskopischen zu den feineren, histologischen Verhältnissen, so ergibt die mikroskopische Untersuchung, dass der *Oculomotorius* der Ganoiden aus zwei verschiedenen Bestandtheilen zusammengesetzt ist, einmal aus Nervenfasern, zweitens aus Ganglienzellen.

Die Nervenfasern sind wiederum zweierlei Art; der Hauptsache nach finden wir breite, doppelt conturirte, markhaltige und mit Schwannscher Scheide versehene Fasern, welche beim Stör eine Breite von durchschnittlich 0,02—0,033 mm. inclusive des Neurilemm's, bei *Scaphirhynchus* und *Amia* eine solche von 0,01—0,02 mm. besitzen, im Allgemeinen also von einander nicht wesentlich verschieden sind. Ihnen gegenüber stehen die in geringerer Anzahl vorhandenen feinen, anscheinend marklosen, aber mit kernhaltiger Scheide versehenen Fasern, welche eine durchschnittliche Breite von 0,004 mm. bei allen drei Arten besitzen. Diese feinen Nervenfasern enthalten in allen Fällen die Ganglienzellen, kommen stets in gesonderten, von den breiten Fasern schon durch ihre verschiedene Structur leicht unterscheidbaren Bündeln im Stamme des *Oculomotorius* vor und bilden bei den Knochenganoiden eine deutlich für sich bestehende Portion des Nerven, während sie bei *Accipenser* und *Scaphirhynchus* noch zwischen die andern eingelagert erscheinen. Es sei schliesslich noch erwähnt, dass Theilungen von breiten Nervenfasern, wie solche Stannius¹⁾ für verschiedene Teleostier anführt, durch die er zugleich die verschiedene Breite der einzelnen Fasern erklärt, bei den Ganoiden nicht gefunden wurden.

Der zweite Bestandtheil des *Oculomotorius*, die Ganglienzellen, finden sich constant in allen untersuchten Arten, je nach der Stärke des Nerven in grösserer oder geringerer Anzahl und — wie erwähnt — immer innerhalb der feinen Nervenfaserbündel. Es wird also durch ihr Vorkommen die Angabe von Stannius, dass

¹⁾ Peripheres Nervensystem der Fische S. 19.

sich in den Augenmuskelnerven niemals gangliöse Elemente finden ¹⁾, hinreichend widerlegt.

Die Anordnung dieser Nervenzellen gestaltete sich nun beim Stör folgendermassen. Ungefähr 1 ctm. peripher der Abgabe des Astes für den *Musc. rectus superior* liegen auf der medialen Seite des Nerven dicht neben einander zwei Haufen von Ganglienzellen und ragen halbkugelförmig über das Niveau des übrigen Nerven hervor, eine ziemliche Anzahl von Zellen in sich bergend. Von jedem dieser beiden Zellenhaufen und zwar am peripheren Ende geht ein dünnes Aestchen ab, das je aus einigen markhaltigen Nervenfasern, zum grössten Theil aber aus dünnen marklosen Fasern besteht, welche bei vorsichtiger Behandlung mit der Präparirnadel sich in vielen Fällen als directe Fortsätze der Ganglienzellen erkennen lassen. Ein anderes schmales Bündel feiner Nerven geht von den Ganglienhaufen im Stamme des *Oculomotorius* selbst weiter, verschwindet jedoch bald zwischen den breiten Fasern. Ferner findet sich eine zweite Gruppe Ganglienzellen in einem von der ersten ungefähr $\frac{1}{2}$ ctm. peripher abgehenden feinen Aestchen. Dasselbe besteht nur aus dünnen Fasern und bildet da, wo die Zellen liegen, eine spindelförmige, gegen 0,6 mm. lange und 0,4 mm. breite Anschwellung, die vom Stamme des *Oculomotorius* nicht weiter als $\frac{1}{2}$ ctm. entfernt ist. Die Zahl der Zellen ist hier geringer, als in den beiden ersten Haufen. Die drei genannten Nervenzweige, die von oder mit den ihnen zugehörigen Zellen die Bahn des *Oculomotorius* verlassen, wenden sich im Zwischenraum zwischen *Musc. rectus superior* und *M. rect. lateralis*, direct nach aussen, nach dem Bulbus zu und konnten in einem Falle bis an das Auge heran verfolgt werden. Eine dritte Gruppe Ganglienzellen endlich liegt in der Höhe der Theilungsstelle des Nerven in seine beiden Endäste (vergl. Fig. I) und führt von allen die geringste Anzahl von Zellen. Sie findet sich angelagert an den Ast für den *Musc. rectus medialis* in einem durchschnittlich 0,1 mm. breiten Bündel markloser Nerven, welches an der bezeichneten Stelle zu einem gegen 0,2 mm. langen und fast ebenso breiten Ganglion anschwillt. Von der Theilungsstelle des Nervenstammes, beziehungsweise von dem Aste für den *Musc. rectus medialis* gehen ebenfalls einige sehr feine Fäden ab, die wenig grobe, grösstentheils schmale Nervenfasern enthalten und neben dem *Musc. rectus medialis* ihren Verlauf nach dem Bulbus oculi zu nehmen.

¹⁾ l. c. S. 20.

Leider gelang es nicht, bei der Herausnahme des Nerven dieselben in ihrem ganzen Verlaufe zu erhalten.

Ueber die Ganglienzellen von *Scaphirhynchus* kann ich nichts Sicheres aussagen; wohl waren beide Arten Nervenfasern vorhanden und traten namentlich an der Theilungsstelle in die beiden Endäste die feinen Fasern deutlich hervor, allein selbst bei sorgfältiger Behandlung mit der Nadel konnten weder von mir noch von Herrn Hofrath Schwalbe unter dem Mikroskope Zellen entdeckt werden. Jedoch ist wohl infolge der Anwesenheit der schmalen Nervenfasern nicht daran zu zweifeln, dass dieselben auch vorhanden sind, und hoffe ich, sobald mir ein zweites Exemplar der Gattung zu Gebote stehen wird, ein günstigeres Resultat erzielen zu können.

Von den Knochenganoiden zeigte zunächst *Amia* an zwei Stellen des Oculomotorius-Stammes die Ganglienzellen. Die erste liegt etwas, vielleicht 5 mm. peripher des Abganges des Astes für den *Musc. rectus superior* und enthielt eine kleine Ansammlung von Ganglienzellen nebst einigen isolirt liegenden, alle innerhalb eines Stranges feiner Nervenfasern, die, an den viel stärkeren Theil der breiten angelagert, sich ziemlich deutlich als eine besondere Portion des Nerven erkennen lassen. Am distalen Ende des Ganglions, sowie eine kurze Strecke unterhalb desselben zweigen sich ebenfalls mehrere, zum grössten Theil aus feinen Nerven zusammengesetzte Aestchen ab, die, obwohl kurz abgerissen, offenbar den an derselben Stelle entstehenden, bereits erwähnten Aesten bei *Accipenser* entsprechen. Der grössere Theil der feinen Fasern verlässt auch jenseits der Zellen den Stamm des Oculomotorius nicht, sondern ist noch eine Strecke weit zur Seite der breiten Fasern deutlich nachweisbar und verschwindet erst in der Gegend der Abgabe des Astes für den *Musc. rectus inferior* zwischen den übrigen Nervenfasern. Das andre Ganglion findet sich etwas peripher von der letzten Gabelung des Nerven, jedoch nicht wie bei *Accipenser* an den Ast für den *Musc. rectus medialis*, sondern an den für den *M. obliquus inferior* angelagert und entsendet gleichfalls einige feine Aestchen nach dem Bulbus zu. Die Länge desselben beträgt 0,2 mm., die grösste Breite 0,1 mm.

Ueber den histologischen Bau der Nervenzellen lässt sich im Allgemeinen sagen, dass sie bei allen drei Arten sehr gleichartig gebaut sind. Von Gestalt meist ein kurzes Oval, zuweilen eine rundliche Form darbietend, beträgt die Länge bei *Sturio* durchschnittlich 0,04 bis höchstens 0,05 mm., die Breite 0,025—0,03 mm.,

bei *Amia* 0,035—0,04 mm. die Breite, 0,05 mm. die Länge, und ganz ähnliche Verhältnisse zeigt *Lepidosteus*. Es ergibt sich also, dass die Grössenverhältnisse der verschiedenen Arten nicht sehr differiren. Die Structur der Zellen ist ebenfalls immer dieselbe; von gleichmässigem körnigen Gefüge zeigen sie in der Mitte oder an einem Pole den Kern, am andern den Fortsatz, der in eine dünne schmale Nervenfaser ausgeht (Figur II, *a*). Erwähnen will ich hier sogleich, um dies zusammenzustellen, dass bei *Lepidosteus* auch einige Male zwei Fortsätze wahrgenommen wurden (Fig. II, *b*). Umgeben sind die Zellen von einem festen, derben, sehr kernreichen Bindegewebe, dessen Scheide an einer resp. an zwei Stellen von dem Fortsatze durchbrochen wird (Figur II). Die mit zwei Fortsätzen versehenen Zellen würden also ohne weiteres dem gewöhnlichen Bilde der bipolaren Ganglienzelle aus dem Spinalganglion der Fische entsprechen, für die Zellen mit einem Fortsatz ist wahrscheinlich eine Theilung ¹⁾ desselben anzunehmen und zwar hier in grösserer Entfernung von der Zelle, da unmittelbar an dem Austritt keine Theilung zu constatiren war. Was endlich den Kern betrifft, so zeigt er bei allen Arten ein körniges, homogenes Substrat mit deutlich sichtbarem Kernkörperchen.

Das Hauptergebniss der Untersuchung wäre also für die Augenmuskelnerven der drei Arten *Accipenser Sturio*, *Scaphirhynchus* und *Amia* das, dass 1) die sämmtlichen Nerven selbstständig aus dem Gehirn entstehen und zwar Trochlearis und Oculomotorius aus einem vorderen Abschnitt desselben, dass 2) der Trochlearis im Vergleich zum Oculomotorius ein dorsaler Nerv genannt werden muss und dass 3) im Stamme des Oculomotorius sich ausser zwei Arten von Nervenfasern zahlreiche zellige Elemente vorfinden.

Waren die Verhältnisse nun bei diesen Arten relativ einfach, so gestalten sie sich etwas complicirter, wenn wir an die Untersuchung von *Lepidosteus* herantreten. Massgebend galten bisher für diese Gattung die Angaben von Johannes Müller, in dessen Schrift: „Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden“ erschienen in den Abhandlungen der Berliner Academie vom Jahre 1844. Nach den dort gegebenen verschiedenen Abbildungen (Tafel IV), von denen uns hauptsächlich die in meiner Figur III copirte interessirt, würde sich für die einschläglichen Verhältnisse folgendes ergeben (vergl. auch das Schema Fig. V, *b*). Der Ocu-

¹⁾ Freud: Ueber Spinalganglion und Rückenmark von *Petromyzon*. Sitzungsberichte der Wiener Academie. Band 78 Abth. III.

lomotorius tritt aus der Schädelwand in die Augenhöhle nicht als selbstständiger Nerv, sondern der Ramus ophthalmicus des Trigeminus (Fig. III γ) enthält, wie in dem dort beigegebenen Index gesagt wird, zugleich den ganzen Oculomotorius und auch den Trochlearis. Es trennen sich dann in ungefähr 1 ctmtr. Entfernung von der Schädelwand die beiden Nerven, d. h. der Ram. ophthalmicus, der an der medialen Wand der Augenhöhle weiter nach vorn zieht (δ), giebt als einen Ast den Oculomotorius (ϵ) ab, welcher seinerseits nun wieder die Augenmuskeln versorgt, ferner den Trochlearis entsendet, sowie die Ciliarnerven. Der Abducens geht mit dem Hauptstamme des Trigeminus, aber getrennt von ihm (ζ). Angaben über das Verhalten der betreffenden Nerven in der Schädelhöhle und über ihren Austritt aus dem Gehirn fehlen vollständig; J. Müller scheint diese Theile gar nicht untersucht zu haben.

Unterzieht man sich jedoch dieser Mühe, so gestaltet sich bald das Resultat ganz anders, man wird dann sehr bald, namentlich mit Zuhilfenahme der Salpetersäure die Selbstständigkeit der Augenmuskelnerven constataren können. Figur IV stellt das Gehirn, sowie die linksseitigen vorderen Kopfnerven dar. Die einzelnen Abschnitte des Gehirnes sind sehr deutlich zu unterscheiden, *V* ist das Hemisphärenhirn mit den unterliegenden Corpora striata, *M* das Mittelhirn, zwischen beiden liegt in der Tiefe versteckt das hier sehr kleine Zwischenhirn. Sehr mächtig entwickelt ist das Hinterhirn *H*, dem sich nach hinten und unten das Nachhirn anschliesst. Eines merkwürdigen Gebildes muss ich noch erwähnen, über dessen Bedeutung ich mir nicht klar geworden bin; es ist dies ein stark entwickelter Querwulst, der wie eine Brücke kurz hinter der Spitze der Rautengrube über dem Rückenmark sich ausspannt *L*, und zu beiden Seiten desselben mit je einem Fortsatz in die Tiefe sich erstreckt. Auf dem Schnitt bot er markige Consistenz und sein mikroskopisches Bild war das eines Lymphfollikels mit sehr weiten Gefässen.

Was nun die hier in Betracht kommenden Hirnnerven anlangt, so ist zunächst über den Trochlearis Folgendes zu erwähnen. Dieser Nerv (Fig. IV, 4) kommt selbstständig aus der Seite des Mittelhirnes und zwar aus der Furche, die das ursprüngliche dritte und vierte Gehirnbläschen trennt. Bei einer Gesamtlänge des ganzen Gehirnes von 25,5 mmtr. (gemessen vom Beginn der Rautengrube bis Austritt des Nerv. olfactorius) liegt diese Stelle 2,5 mmtr. über und fast in einer Frontalebene mit der Aus-

trittsstelle des vorderen Wurzelcomplexes des Trigemini facialis, also vollständig dorsal. Von seiner Austrittsstelle wendet sich der Nerv in einem wellenförmigen Bogen und dicht dem Gehirn anliegend nach vorn, verläuft ungefähr 1 mm. dorsal der vorderen Wurzel des Oculomotorius, biegt neben dem hintern Drittel des Hemisphärenhirns ziemlich steil nach unten ab und tritt median vom Oculomotorius, in gleicher Höhe mit demselben, in einem eigenen Kanal durch die hier sehr dünne Schädelwand. Kurz nach seinem Austritt kreuzt er den untersten Theil des Ram. ophthalmicus und nimmt dabei einen feinen Faden in seine Bahn auf. Alsdann verläuft er auf demjenigen Theile des Kaumuskels *K*, der vom Sphenoideum basilare entspringt (Joh. Müller), quer durch die Augenhöhle und gelangt nach ziemlich langem Verlaufe zum Musc. obliquus superior. Einen weiteren Endast, wie man solchen nach der Verbindung mit dem Ram. ophthalmicus voraussetzen sollte und wie ihn auch Joh. Müller beschreibt (Fig. III π), habe ich nicht auffinden können.

Der Oculomotorius entsteht mit 2 Wurzeln aus dem Gehirn, mit einer vorderen mehr dorsalen und einer hinteren ganz ventralen (Fig. IV 3*v* und 3*h*). Die Austrittsstelle der vorderen Wurzel liegt an der Seite des Mittelhirnes in dessen hinterem Drittel, ungefähr 1,5 mm. unter und etwas vor dem Trochlearis-Austritt und 2 mm. vor und dorsal der hinteren Wurzel. Sie wendet sich in fast horizontalem Verlauf unter einem sehr spitzen Winkel nach vorn, durchbohrt in einem eigenen Canal lateral vom Trochlearis die Schädelwand und vereinigt sich unmittelbar vor derselben mit der hinteren Wurzel. Diese selbst entspringt dicht vor dem vorderen Wurzelcomplex des Trigemini-facialis, 3*h*, und in gleicher Höhe mit demselben, vom Beginne des Nachhirnes, resp. da, wo das Mittelhirn an den von oben her sich in das Nachhirn umbiegenden Wulst des Hinterhirns grenzt, verläuft dann in der Schädelhöhle median vom Trigemini, tritt zwischen diesem und der vorderen Wurzel des Oculomotorius durch die Schädelwand und bildet die bereits erwähnte ungefähr 3 mm. lange, innige Verbindung mit der vorderen Wurzel, so dass es in der That aussieht, als habe man nur einen Nerven vor sich. Bei sorgfältiger Behandlung indessen lässt sich bald erkennen, dass die hintere Wurzel unter der vorderen hingeht und zum grössten Theil in den untern Ast des Ramus ophthalmicus inferior übertritt, der, durch einen vom Ganglion trigemini kommenden Zweig verstärkt, längs der Schädelwand hinzieht und später mit dem ebenfalls vom

Ganglion Gasseri entstehenden Ramus ophthalmic. super. (*r. o. s.*) den Nerv ophthalm. trigemini bildet (*r. o.*). Die ganze vordere Wurzel, sowie ein Bruchtheil der hinteren verlaufen nun andrerseits in der bisherigen Richtung nach den Augenmuskeln weiter. Unmittelbar nach der Trennung von der hintern Wurzel wird der Zweig für den *Musc. rectus super.* abgegeben, der seinerseits wieder, ehe er an diesen Muskel herantritt, einen feinen Faden entsendet (Fig. V *a, c*), welcher in dem Zwischenraum zwischen *Musc. rectus super.* und *M. rect. lateralis* zum Bulbus zieht. Dessgleichen werden nach kurzer Strecke vom *Ram. inferior* ein, resp. zwei feine Aestchen abgegeben, die gleichfalls mit dem vom *Ram. super.* zum Auge zu verfolgen sind. Im weiteren Verlaufe endlich tritt auch hier der *Oculomotorius* hinter dem *Musc. rect. superior* in den Augenmuskelkegel, versorgt zunächst den *Rect. inferior* und theilt sich schliesslich in die beiden Endäste für die *Musc. rect. medialis* und *obliqu. inferior*. Letzterer ist ebenfalls der längere Ast. An der Theilungsstelle wurden keine sonst abgehenden Aeste bemerkt.

Endlich der *Abducens*, der dritte Augenmuskelnerv, entsteht gleichfalls selbstständig und zwar ventral unter dem hinteren Wurzelcomplexe des fünften und siebenten Kopfnerven, geht unter demselben und später unter dem Ganglion trigemini nach vorn und kommt zum Vorschein in der Augenhöhle median dicht neben dem zweiten Aste des Trigemini. Er versorgt auch hier ausschliesslich den *Musc. rectus lateralis*.

Unser Resultat ist nun gegenüber den Angaben von J. Müller insofern von Wichtigkeit, als es die Selbstständigkeit der Augenmuskelnerven ausser allen Zweifel stellt. Vergleicht man die Figuren V, *a* und *b*, so sieht man allerdings ein, dass es sehr leicht geschehen konnte, den *Oculomotorius* als einen Zweig des *Ram. ophthalmicus* anzusehen und auch den *Trochlearis* infolge seines Zusammenhanges mit dem genannten Trigemini-Aste diesem unterzuordnen, während doch beide nichts weiter mit einander zu thun haben, als dass jener einige Fasern aus der Bahn des fünften Hirnnerven aufnimmt.

In histologischer Beziehung schliesst sich *Lepidosteus* enge an die anderen untersuchten Ganoiden an. Es finden sich bei ihm ebenfalls die beiden oben beschriebenen Nervenfasern, die markhaltigen von einer durchschnittlichen Breite von 0,01—0,02 mm., die marklosen ungefähr 0,04 mm. breit; ferner sind die Ganglienzellen ebenso von Gestalt und Zusammensetzung wie die der andern Arten. In Betreff der Vertheilung dieser verschiedenen Be-

standtheile ist aber Folgendes dem *Lepidosteus* eigenthümlich. Die vordere Wurzel enthält nur grobe markhaltige Fasern (Fig. VI, *v*), dagegen die hintere Wurzel sowohl grobe als auch feine, marklose Fasern, als auch Ganglienzellen. Letztere finden sich perlschnurartig aneinandergereiht schon kurz nach dem Austritt aus dem Gehirn in geringerer Anzahl, hauptsächlich jedoch da, wo die Verbindung mit der vorderen Wurzel stattfindet. Hier sind sie massenhaft zusammengedrängt und verbreiten sich noch ziemlich weit in den abtretenden Theil des *Ram. ophthalmicus* hinein. Von dieser hintern Wurzel gehen aber auch zwei geringere Stränge dicht mit Zellen besetzter feiner Nervenfasern in die Bahn des *Oculomotorius* über und vertheilen sich zunächst so, dass sowohl der *Ramus inferior*, als auch der *Ram. super.* einen Theil derselben erhält (Fig. VI *oc.*). Von dem letzteren geht dann bald darauf der schon bei der anatomischen Beschreibung erwähnte feine Faden, bestehend aus beiden Nervenarten, nach dem *Bulbus* ab, während im *Ram. infer.* die feinen Fasern, eine von den andern deutlich getrennte Portion bildend, erst noch eine Ganglienschwellung bilden, ehe sie in mehreren Aestchen die Bahn des *Oculomotorius* verlassen. Diese Anschwellung (Fig. V *a*, †) liegt gegen 10 mmtr. von der Trennungsstelle der beiden Wurzeln, also ebenfalls in der Strecke zwischen Abgang des *Astes* für den *Rectus superior* und des für den *Rectus inferior* bestimmten, enthält eine mässige Menge Zellen und entsendet direct vom peripheren Ende einen nur aus marklosen Fasern bestehenden Ast, der mit dem vom *Ramus superior* kommenden gleiches Ziel verfolgt. Endlich ging bei einem Exemplar in dieser Strecke noch ein zweiter diesmal gemischter Ast nach dem *Bulbus* ab. Sonstige Ganglien wurden nicht beobachtet. Bemerkt muss auch noch werden, dass die markhaltigen Fasern der vorderen Wurzel keinen Antheil am Aufbau des *Ram. ophthalmicus* nehmen, sondern alle in die Bahn des *Oculomotorius* übertreten.

Wenn es sich nun unter Berücksichtigung aller der gefundenen Resultate um die Frage handelt, welchem von den genannten Nerven die Ganglienzellen zuzutheilen seien, ist wohl die nächste Antwort die, dass wir hier ein jedenfalls dem *Oculomotorius* angehöriges Ganglion vor uns haben. Sollte dies nicht der Fall sein, so könnten ausserdem wohl nur zwei Möglichkeiten für die Unterbringung resp. Zugehörigkeit der im Stamme des *Oculomotorius* gefundenen Zellen in Betracht kommen, einmal die, dass zum *Sympathicus* gehörige Zellen in die Bahn des dritten Hirnnerven

übergegangen seien, und andererseits, dass die hier befindlichen Ganglien abgelöste Portionen des Ganglion trigemini darstellen.

Abgesehen nun davon, dass bei keiner der untersuchten Arten an irgend einer Stelle des dritten Hirnnerven eine Verbindung mit einem dem Sympathicus ähnlichen oder analogen Nervenstrang nachgewiesen werden konnte, ist schon durch die Untersuchungen von Stannius¹⁾ für die Ganoiden, wenigstens für Accipenser gezeigt worden, dass in diesem vorderen Kopfabschnitt der Sympathicus nicht existirt, sondern dass derselbe sich erst viel weiter hinten, im Gebiete des Nerv. vagus vorfindet.

Für die andre Ansicht, dass die Zellen aus dem fünften Hirnnerven stammen, liesse sich wohl vor allem das Verhalten bei *Lepidosteus* verwerthen, denn es ist wohl kein Zweifel, dass hier in der hintern Wurzel des Oculomotorius, die dem Nerven die Ganglien zuführt, zum grössten Theil Bestandtheile des Trigemini zu suchen sind. Es ist gewissermassen die vorderste Wurzel von denen des Trigemini-facialis-Complexes, welche bei *Lepidosteus* ganz selbstständig geworden und die Verbindung mit dem dritten Hirnnerven eingegangen ist. Es giebt sich dies auch schon daraus zu erkennen, dass sie sich in hervorragender Weise und in Verbindung mit einem vom Ganglion Gasseri kommenden Ast an der Bildung des Ram. ophtalmic. infer. theilnimmt, ein Verhalten, wie es ganz ähnlich auch bei den andern Ganoiden beobachtet wird. Denn auch bei diesen baut sich der Ram. ophthalmicus auf aus der vordersten Wurzel, die nicht am Gangl. trigemini theilnimmt und aus einem von diesem stammenden Aste, nur dass die Vereinigung dicht am Ganglion selbst stattfindet. Nach diesen Erwägungen würden also bei *Lepidosteus* die gangliösen Elemente des Oculomotorius vom Trigemini abstammen, wenn man nicht zu einer andern Deutung seine Zuflucht nimmt, nach welcher die die Zellen enthaltende Wurzelportion des Oculomotorius sich von diesem abgelöst und mit einer gleichfalls vom Hauptstamm des Trigemini abgetretenen Wurzel sich vereinigt hat. Die Beantwortung dieser Frage dürfte selbstverständlich vorläufig schwierig sein und muss ich mich hier mit Aufstellung dieser Möglichkeit begnügen.

Bei den andern Gattungen der Ganoiden ist jedoch vor allen Dingen gegen die vielfach verbreitete Ansicht, welche das Ganglion oculomotorii s. ciliare zum Trigemini rechnet, einzuwenden, dass nirgends der Nerv. oculomotor. centralwärts vom Ganglion

¹⁾ Peripher. Nervensyst. d. Fische. S. 133, 134.

eine Verbindung zeigt, die zu der Vermuthung führen könne, als handle es sich um gangliöse Elemente aus der Bahn des fünften Hirnnerven.

Diese Verhältnisse stehen also, wenn wir *Lepidosteus* vorläufig ausser Acht lassen, im Widerspruch zu der Annahme, dass das Ganglion in das Gebiet eines andern Hirnnerven gehören könne; es bleibt somit nur die durch die Untersuchung schon an sich am wahrscheinlichsten gewordene Möglichkeit, dass wir es eben mit einem Ganglion des Oculomotorius zu thun haben. Wie dies in morphologischer Beziehung sich für die Ganoiden nachweisen lässt, so ist es auch für die ganze Wirbelthierreihe dargethan worden.

Handelt es sich nun weiter darum, festzustellen, in welcher Anzahl in der Gruppe der Ganoiden Ganglien des Oculomotorius sich finden, so ist zunächst das constante Vorkommen mindestens einiger Ganglienzellen bezw. eines Ganglienhaufens in der Strecke des Nerven zu erwähnen, welche zwischen dem Abgange des Astes für den *Musc. rectus superior* und desjenigen für *Musc. rectus infer.* liegt. Bei *Amia* ist in diesem Abschnitte ein kleines Ganglion vorhanden, auch bei *Lepidosteus*, der doch schon an der Kreuzungsstelle der beiden Wurzeln massenhaft Zellen besitzt, fehlt ein solches nicht und endlich bei *Accipenser* finden sich deren gar zwei. Eine besondere Stellung nimmt dieser letztere übrigens noch dadurch ein, dass in einem kleinen, innerhalb genannter Strecke vom Stamme abgehenden Aste ein drittes Ganglion sich vorfindet. Offenbar wird das Auftreten aller der zelligen Elemente an diesem Orte bedingt durch den hier stattfindenden Abgang der feinen Aestchen, die man als Ciliarnerven bezeichnen muss, und die Abgabe dieser Aeste an so weit central gelegener Stelle wahrscheinlich wiederum durch deren Verhältniss zum *Nerv. opticus*. Sie verlaufen nämlich alle in nächster Nähe dieses Nerven, sowie der hinter demselben gelegenen *Arteria ophthalmica* in dem Zwischenraum zwischen *Musc. rect. super.* und *M. rect. lateralis* und inseriren, wenigstens bei *Stör* und *Lepidosteus*, dicht hinter dem Eintritt des *Nerv. opticus* in den *bulbus*. Der zweite Punkt, an welchem sich dann noch Ganglien finden, ist die Theilungsstelle des Oculomotorius in die beiden Endäste und zwar kommt es vor, dass sowohl an den Zweig für den *Musc. rect. medialis* als auch an den für den *Musc. obliqu. inferior* die Zellen angelagert sind, letzteres bei *Amia*, ersteres bei *Accipenser*. *Lepidosteus* hat an dieser Stelle keine Zellen. Der Ort, wo die Theilung stattfindet, liegt meist dicht vor dem *Musc. rect. inferior*, also nicht weit un-

terhalb des Nerv. opticus. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass diese Lagerung gleichfalls durch das Verhältniss zum Opticus bestimmt wird, zumal die feinen Ciliarnerven auch hier in grösster Nähe desselben verlaufen.

In allen Fällen liegen die gangliösen Elemente im Stamme des dritten Hirnnerven und nur das eine Mal, bei Accipenser, auch entfernt von demselben in einem Ciliarnerven. Warum hier dieses eigenthümliche Verhalten eingetreten, ist nicht bestimmt zu sagen, allein man wird wohl nicht viel fehl gehen, wenn man annimmt, dasselbe sei die Folge der grösseren Länge der ganzen Nerven. Denn wie bei *Lepidosteus* von dem kleineren Ganglion im Stamme des Oculomotorius sich einige Zellen ablösen und über den Anfang eines Ciliarnerven verbreiten können, so ist es wohl auch möglich, dass bei stärkeren Anforderungen an das Wachsthum in Folge räumlich grösserer Verhältnisse ein ganzer Ganglienthail sich vollständig vom andern ablösen und an eine weiter peripher gelegene Stelle treten kann. Durch diese Annahme würde sich das mehrfache Vorkommen der Ganglien überhaupt erklären lassen.

Weiter entsteht dann die Frage, wenn sich im Stamme des Oculomotorius zellige Elemente finden, die weder dem Trigeminus, noch irgend einem andern Nerven angehören, ist das Ganglion, resp. sind die mehrfachen Ganglien das Homologon eines Spinalganglions? Ich glaube, dass diese Frage wohl bejaht werden muss, und dass als bester Beweis hierfür das Verhalten der Zellen bei *Amia* angesehen werden kann. Wie schon früher erwähnt, besteht hier der Nerv aus zwei relativ deutlich von einander trennbaren Theilen. Der schwächere, aus feinen Fasern zusammengesetzt, enthält allein die zelligen Elemente, während die stärkere Portion, aus markhaltigen Fasern bestehend, durchaus keinen Theil an der Bildung des Ganglions nimmt. Wenn also nahe der Ursprungstelle aus dem Gehirn, wie dies hier der Fall ist, zwei vollständig von einander isolirbare Stränge auftreten, deren einer nur das resp. die Ganglien enthält, die ausserdem noch durch ihren histologischen Bau verschieden sind, so lässt sich wohl schon annehmen, dass genannte Ganglienzellen sich verhalten, wie die in der hintern, dorsalen Wurzel eines Spinalnerven gelegenen, an deren Bildung die vordere, ventrale Wurzel gleichfalls keinen Antheil hat.

Ein ganz gleiches Verhalten des Ganglion ciliare wird bei *Lepidosteus* beobachtet; auch hier liegen die zelligen Elemente in

dem Theile des Nerven, der nur aus marklosen Fasern besteht und ohne Verbindung mit dem andern bleibt. Doch kann man diese Verhältnisse nicht mit Sicherheit verwerthen, da eben die Frage nach der Herkunft der Zellen noch ungelöst ist.

Bei *Accipenser* wird das Bild in sofern geändert, als nicht zwei gleichwerthig neben einander herlaufende Portionen des Oculomotorius nahe an seinem Ursprunge existiren und in dieser Beziehung nicht das vollständige Analogon eines Spinalnerven geboten wird, vielmehr die feinen Nervenfasern, zu einzelnen Strängen vereinigt, zwischen den breiten eingelagert sind. Allein da auch in diesem Falle nur sie allein die zelligen Elemente enthalten, da sie ausserdem den entsprechenden Theilen des Oculomotorius von *Amia* und *Lepidosteus* auch in histologischer Beziehung vollständig gleichen, so liegt kein Grund vor, sie als andre Gebilde anzusehen. Der einzige Unterschied liegt nur zwischen beiden Arten der Ganoiden darin — denn auch bei *Scaphirhynchus* finden sich die marklosen Fasern nur in einzelnen dünnen Strängen —, dass die feinen Nerven einmal zu einem geschlossenen Theile des Nervenstammes vereinigt, im andern Falle zerstreut sind.

Es lässt sich also in dieser Hinsicht ungezwungen die Annahme rechtfertigen, das Ganglion ciliare sei ein dem Spinalganglion homologes Gebilde. Aber auch der Einwand, den man in anderer Hinsicht erheben könnte, dass ja überall nicht ein, sondern mehrere Ganglien zum Theil an sehr weit peripher gelegenen Punkten im Oculomotorius-Stamme sich finden und zweitens, dass bereits vor, d. h. central vom Ganglion ein bedeutenderer Ast für den *Musc. rectus superior* vom Nerven abgeht, auch dieser Einwand, sage ich, kann durch den Hinweis auf ähnliche Vorkommnisse in andern Klassen der Wirbelthierreihe entkräftet werden. In Bezug auf den zweiten Punkt ist bereits durch die Untersuchungen von Stannius¹⁾ festgestellt, dass schon vor der Vereinigung der beiden Wurzeln eines Spinalnerven von einer oder der andern Aeste abgehen können. Was die mehrfache Zahl der Ganglien anlangt, so weise ich nur auf die sogenannten Ganglia aberrantia hin, um dieses Bild, allerdings in vergrössertem Massstabe, auf die vorliegenden Verhältnisse zu übertragen.

Ist aber die Annahme gerechtfertigt, das Ganglion des Oculomotorius als das Homologon eines Spinalganglions anzusehen und den Nerven selbst einem Spinalnerven gleichwerthig zu er-

¹⁾ Peripher. Nervensyst. d. Fische. S. 117, 118, sowie die daselbst verzeichnete Literatur.

achten, so muss weiter als nothwendige Forderung die Selbstständigkeit des dritten Hirnnerven aufgestellt werden. Dies nun zu beweisen, fällt nicht schwer, da eben bei sämtlichen Ganoiden ein selbstständiger Ursprung nicht nur des Oculomotorius, sondern auch des Trochlearis aus dem Gehirn stattfindet.

Es erübrigt nun noch darzuthun, einmal, dass der Nerv. oculomotorius, da er einem Spinalnerven gleichwerthig sein soll, auch mit zwei Wurzeln, einer dorsalen und einer ventralen entsteht und zweitens zu entscheiden, ob die histologisch verschiedenen Nerven der beiden Portionen, welche den Oculomotorius zusammensetzen, auch physiologisch verschiedene Functionen besitzen. Da ich bei den Ganoiden über den ersten Punkt keine diesbezüglichen Resultate auffinden konnte, sehe ich mich genöthigt, eines-theils auf ältere Angaben, als auch namentlich auf die an Säugethierhirnen vorgenommenen Untersuchungen von Schwalbe¹⁾ zu recurriren. Als eine abgelöste dorsale Wurzel des Oculomotorius betrachte ich auch den Nerv. trochlearis. Ob derselbe ausser seinen motorischen Fasern auch noch sensible enthält, muss ich unentschieden lassen; vermuthen sollte man es nach seinem dorsalen Austritt.

Was die physiologische Function der beiden Portionen des Oculomotorius betrifft, so steht natürlich nur das eine fest, dass der grössere, aus den breiten Fasern bestehende Theil des Nerven motorischer Natur ist. Diese Thatsache wird sofort durch den Zusammenhang und die Endigung dieser Nervenfasern in den Augenmuskeln erwiesen und ausserdem durch die Verhältnisse in der ganzen Wirbelthierreihe bestätigt. Dagegen stösst die Frage nach der Function der feinen Nervenfasern sowie der in ihnen enthaltenen Zellen auf einige Schwierigkeiten. Es kommen hierbei noch die Ciliarnerven in Betracht. Nach den Untersuchungen von Schwalbe²⁾ existiren deren in der Abtheilung der Sela-chier drei Arten: 1) ein Ciliarnerv aus dem Nerv. oculomotorius, 2) ebenso ein Nerv vom Trigeminus, 3) eine verschiedene Anzahl von Nerven aus dem Ganglienbündel des Oculomotorius hervorgehend. Der Nerv der ersten Gruppe gilt hierbei als der motorische, der der zweiten als der sensible und endlich die der dritten Gruppe als die vasomotorischen Nerven des Auges. In der Abtheilung der Ganoiden verhält sich die Sache ebenso; beim Stör konnten an zwei Exemplaren Rami ciliares aufgefunden wer-

¹⁾ Jen. Zeitschr. f. Naturw. B. XIII H. 3 S. 246—260.

²⁾ l. c. S. 263.

den, die vom Trigemini kommend mit der Art. ophthalmica in den Zwischenraum zwischen Musc. rectus super. und M. rect. lateralis zogen oder sich mit den vom Oculomotorius-Stamme abgehenden Ciliarästen vereinigten. Dieser, übrigens schon von Stannius ¹⁾ beschriebene Ast, würde also die sensiblen Fasern für das Auge führen. Aehnlich verhält sich die Sache bei Lepidosteus, nur ist sie noch viel einfacher, indem bei der Kreuzung der beiden Wurzeln Fäden aus der sensiblen hintern Ophthalmicus-Wurzel in die Bahn des Oculomotorius direct übertreten und sich bis an den Bulbus verfolgen lassen. Leider konnten bei Amia und Scaphirhynchus die entsprechenden Aeste nicht constatirt werden, doch sind sie bei einer geeigneteren Untersuchungsmethode auch nachweisbar, da kein Grund zu der Annahme vorliegt, dass diese Objecte sich anders verhalten sollten, wie ihre verwandten Arten.

Soviel über die sensiblen Ciliarnerven. Was die motorischen und vasomotorischen anlangt, so entstehen dieselben selbstverständlich aus der Bahn des dritten Hirnnerven. Es ist unter dem Mikroskope sehr leicht nachweisbar, dass die meisten Ciliarfäden ausser den feinen Nervenfasern breite enthalten; ausserdem kommen Aestchen vor, welche nur feine, und wiederum solche, welche nur grobe Fasern besitzen. Die Frage nun, wieweit diese letzteren motorischer, wieweit sie vasomotorischer Natur sind, oder ob nicht diese letzteren überhaupt aus den Ganglienbündeln des Nerven stammen, muss vorläufig unentschieden bleiben; nach der Thatsache der histologischen Verschiedenheit der beiden Nerven-theile erscheint eine Annahme getrennter physiologischer Function mindestens nicht unnatürlich.

Fassen wir nochmals kurz die aus vorstehenden Untersuchungen und Erwägungen sich ergebenden Thatsachen zusammen, so ist als Hauptergebniss der selbstständige Ursprung des Trochlearis und Oculomotorius aus einem vorderen Gehirnabschnitt hervorzuheben. Ferner enthält der Oculomotorius der Ganoiden stets ein, meistens einige Ganglien, die jedenfalls als das Homologon eines Spinalganglions anzusehen sind. Ich folgere daraus, dass der dritte Hirnnerv in Verbindung mit dem Trochlearis in der Abtheilung der Ganoiden einen einem vorderen Hirnabschnitt zugehörigen Kopfnerven repräsentirt.

¹⁾ Periph. Nervens. d. Fische S. 39.

Tafelerklärung.

Figur I. Gehirn vom Stör
von oben gesehen, mit den austretenden Kopfnerven, nebst Schema
der Vertheilung der Augenmuskelnerven.

V. Vorderhirn.

Z. Zwischenhirn.

M. Mittelhirn.

H. Hinterhirn.

N. Nachhirn mit Rautengrube.

M. S. Medulla spinalis.

ob. s. musc. obliqu. super.

r. s. m. rect. super.

r. i. m. rect. infer.

r. l. m. rect. lateral.

r. m. m. rect. medialis.

ob. i. m. obliquus infer.

t. o. tuberculum olfactorium.

1. olfactorius.

2. opticus.

3. oculomotorius.

4. trochlearis.

6. abducens.

5 † 7. trigeminus-facialis mit ganglion Gasseri.

8. acusticus.

9 † 10. glossopharyngeus nebst vagus.

r. oph. Ramus ophthalm. n. trigem.

Die Kreuze † im Verlauf des oculomotor. bezeichnen die Stellen, an denen sich Ganglien fanden.

*c*¹. *c*². N. n. ciliares.

Figur II.

- a.* isolirte Ganglienzelle vom Stör.
b. bipolare } Ganglienzelle von Lepidosteus.
c. unipolare }

Figur III. Lepidosteus nach Joh. Müller.

- e.* operculum; *f.* suboperculum.
C. Muskelbauch des Kaumuskels vom abgebrochenen Schädeldach entspringend.
D. Fortsetzung desselben.
E. Portion des Kaumuskels, welcher vom sphenoideum basilare entspringt.
E. Muskelbauch des Kaumuskels, welcher vom Vordeckel entspringt.
G. Muskel, welcher das Gaumenbein hebt und nach auswärts zieht (entspringt vom frontale post. und den die Schläfe deckenden Knochenplatten).
α. nerv. olfactorius; *β.* nerv. opticus.
γ. ramus ophthalmicus des trigeminus, enthält zugleich den ganzen oculomotorius und trochlearis. Von diesem Stamme geht der Ast *δ* ab, um sich mit dem Aste *η* des Hauptstammes des trigem. zu vereinigen, welcher auf der Scheidewand des Oberkiefers fortläuft. *η''* ist ein feinerer Zweig von *η*, der ebenfalls an der Scheidewand fortgeht.
ε. nerv. oculomotor. aus dem nerv. ophthalm. entspringend, giebt Zweige zum rect. super. *ρ*, zum rect. intern. *σ*, zum rect. inferior *τ*, zum obliqu. inferior *φ*, auch nervi ciliares.
ζ. nerv. abducens, geht mit Hauptstamm des trigeminus, aber getrennt von ihm.
θ. Ast aus dem Hauptstamm des trigemin., geht über Muskel *G* und unter dem Auge weg. Aus ihm entspringen Zweige *κ* zum Heber des Gaumenbeines *G* und den Kaumuskeln. Unter dem Auge theilt er sich in einen Oberkieferast *λ* und in einen Unterkieferast. *μ* ist alveolar. inferior.
ν. Stämmchen, welches den nerv. trochlearis und supratrochlearis vereinigt darstellt; entspringt aus ophthalmicus und theilt sich in den nerv. supratrochlearis *π* zur conjunctiva und *ο* zum musc. trochlearis.

Figur IV. Gehirn und Augenmuskelnerven von Lepidosteus.

- V.* Vorderhirn; *M.* Mittelhirn; *H.* Hinterhirn; *N.* Nachhirn.
L. Lymphoides Organ, quer über die Medulla gelagert.

K. Kaumuskel, vom sphenoideum basilare entspringend.

1. *n. olfactorius.*

3. *n. oculomotorius* mit der vorderen Wurzel *3 v* und der hinteren *3 h* vom Gehirn entspringend; *3 r* ramus super. des oculomotor. zum musc. rect. super. verlaufend.

4. *n. trochlearis*, inserirt den musc. obliqu. super. *ob s.*

5 † 7. Ganglion trigemini entsteht aus zwei Wurzelcomplexen, giebt ab den ram. ophthalm. super. *r. o. s.*, sowie den einen Theil des ram. ophthalm. infer. *r. o. i.*, dessen anderer Ast vom oculomotor. kommt. Beide, ram. ophthalm. super. und der vereinigte ram. ophthalm. infer. bilden den an der medialen Scheidewand verlaufenden ramus ophthalmicus *r. o.*

8. *nerv. acusticus.*

9. *nerv. glossopharyngeus.*

Figur V. a. Schematische Darstellung der Augenmuskelnerven von *Lepidosteus*, b. desgleichen nach J. Müller. Der schwarze ausgezogene Strich bedeutet die Grenze (Schädelwand), bis zu der Joh. Müller die Augenmuskelnerven beschrieben. Die Kreuze † im Verlauf des oculomotor. bezeichnen die Stellen, an denen Ganglien sich fanden.

V. Vorderhirn.

M. Mittelhirn.

H. Hinterhirn.

N. Nachhirn.

M. S. Medulla spinalis.

1. *nerv. olfactorius.*

2. *nerv. optie.*

3. *nerv. oculomotorius* entspringt mit zwei Wurzeln, einer vorderen *3 v*, und einer hinteren *3 h*. Nach Müller entspringt er aus dem ramus ophthalmicus des *nerv. trigemin.*

Fig. b. 5. Er versorgt die Muskeln.

r. s. musc. rectus super.

r. i. musc. rectus infer.

r. m. musc. rectus medialis.

ob. i. musc. obliqu. infer.

c. Ciliarnerven.

4. *nerv. trochlearis* versorgt den musc. obliqu. super. *ob. s.*, nach Müller entsteht er aus ram. ophthalm. infer.

5 † 7. Ganglion trigemini.

8. *nerv. acusticus.*

9. nerv. glossopharyngeus.

r. o. ramus ophthalmicus nerv. trigemini, entsteht aus ramus super. *a* und ramus inferior *b*; letzterer wiederum aus 2 Theilen, einer vom oculomotor., einer vom Gangl. trigemini.

Figur VI. Mikroskopisches Bild der Kreuzung der beiden Oculomotorius - Wurzeln von Lepidosteus.

v. vordere Wurzel.

h. hintere Wurzel.

r. o. ramus ophthalmicus infer.

oc. die beiden Aeste des oculomotorius mit den beiden Nervenarten.

Die Mundarme der Rhizostomen

und

ihre Anhangsorgane.

Von

Otto Hamann,

Assistent am zoologischen Institut in Jena.

Hierzu Tafel IX—XI.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden unternommen, um den Ursprung der verschiedenen Anhangsorgane, welche sich an den Mundarmen der Rhizostomen finden, zu erkennen. Es galt die Frage zu beantworten: Sind die Appendicularorgane, welche sich an den Krausen der Arme entwickeln und von Ernst Haeckel¹⁾ in dem neuen Werke: „Das System der Medusen“ als „kolbenförmige Blasen, Saugnäpfe, peitschenähnliche Filamente“ u. s. w. aufgeführt werden, Bildungen der Gastralfilamente, also entodermalen Ursprunges, oder sind sie ectodermale aus den Krausen arme, über hervorgegangene Bildungen?

Um diese Frage zu beantworten, war es nötig, sich überhaupt zunächst eine genauere Kenntniss über den Bau der Mundarme, über den ihrer Krausen zu verschaffen.

Trotz der Untersuchungen der letzten Jare, in welchen festgestellt worden war, dass die Rhizostomen durch ihre Armbildungen keineswegs eine isolirte Stellung einnehmen, sondern in der Jugend gleich allen anderen Medusen einen Mund besitzen, welcher nur bei zunehmendem Alter obliterire, sind die Ansichten über die Mundöffnungen der Arme noch dieselben wie vor fast hundert Jaren geblieben. Die Theorie der Saugöffnungen, durch welche diese Tiere bekanntlich ihre Nahrung aufsaugen oder sich sogar an andere Tiere festsaugen sollten, findet sich noch heutigen Tages in allen Lehrbüchern. Ein Grund, dass uns vergleichende

¹⁾ Ernst Haeckel, Das System der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen. Mit Atlas von 40 Tafeln. Jena 1879.

Untersuchungen mangeln, dürfte wol darin zu suchen sein, dass es bis vor dem Erscheinen des schon genannten Systems der Medusen überhaupt kaum möglich war, mit Sicherheit anzugeben, was eine rhizostome Meduse sei. — Bei der Untersuchung wurde sowol der feinere Bau der Arme als der Anhangsorgane untersucht. Weiter konnte auch die Ontogenie dieser Organe vollkommen festgestellt werden. Auch über ihre Phylogenie sind wir vollständig im sicheren, wie im zweiten Teile gezeigt werden soll.

Mit der Kenntnis des feineren Baues konnte dann auch an die Frage herangetreten werden: Wie nehmen die Rhizostomen ihre Nahrung auf? Wozu dienen ihnen ihre verschiedenen Anhangsorgane?

Im ersten Teile gebe ich zunächst die Specialbeschreibung der untersuchten Tiere. Hierauf wird eine Zusammenfassung der Ergebnisse über den feineren Bau folgen, um dann im zweiten Teile nach einer kurzen historischen Einleitung, welche den bisherigen Stand der Fragen, die uns hier beschäftigen, darlegen soll, mit der Ontogenie und Phylogenie zu beginnen und endlich mit der Physiologie zu schliessen.

Für das grosse Material, welches zur Untersuchung Herr Prof. Haeckel, mein hochverehrter Lehrer, zu überlassen die Güte hatte, und für den Rat, den ich bei der Untersuchung genoss, sage ich meinen tiefsten Dank!

Specieller Teil.

Nach dem „System der Medusen“ zerfallen die Rhizostomen in vier natürliche Abteilungen. Je nach der Bildung der Krausenbesätze der Mundarme, sowie nach der Beschaffenheit der Subgenitalhöhlen richtet sich vornehmlich ihre Stellung im System.

Die „Unicrispaten“ besitzen die Krausen nur auf ihrer axialen Seite. Zu ihnen gehören die Toreumiden und Versuriden. Diesen gegenüber stehen die Multicrispaten, welche sowol auf der abaxialen oder dorsalen, als der axialen oder ventralen Seite der Arme Krausen besitzen. Weiter ist dann ein wichtiges Bestimmungsmerkmal, ob die vier interradianalen Demnien oder Subgenital-Höhlen sammt den ihren Boden bildenden Gastrogenitalmembranen getrennt bleiben, oder centripetal bis zur Berührung vordringen, sich in der Mitte der Magenöhle an einander legen und mit einander verwachsen (vergl. S. d. M. p. 472). „Die centrale Verwach-

sungsstelle, vorzugsweise durch die Gastrogenitalmembranen gebildet, wird sodann durchbrochen, und so entsteht der eigenthümlich centrale Holraum“ der Subgenitalporticus.

Toreumiden und Pilemiden besitzen die vier Subgenitalhölen noch ungetrennt, sie werden daher als „Tetrademnia“ bezeichnet.

Versuriden und Crambessiden besitzen den Subgenitalporticus und werden daher als „Monodemnia“ bezeichnet.

Es ergibt sich also folgende Tabelle, welche zugleich die Verwandschaftsverhältnisse der vier Gruppen zu einander darstellen soll.

	4. Fam. Crambessidae.
	Centraler Subgenitalporticus.
	Krausen der Mundarme dorsal und ventral.
2. Fam. Pilemidae.	
4 Subgenitalhölen getrennt.	3. Fam. Versuridae.
Krausen der Mundarme dorsal und ventral.	Centraler Subgenitalporticus.
	Krausen der Mundarme ventral.
<hr/>	
	1. Fam. Toreumidae.
	4 Subgenitalhölen getrennt.
	Krausen der Mundarme ventral.

A. Toreumidae.

Archirhiza primordialis. Haeckel, n. sp.

Durch die Entdeckung dieses Rhizostoms ist es gelungen, der Theorie von der Abstammung sämtlicher Rhizostomen von Aureliden, einer Subfamilie der Ulmariden, eine feste Stütze zu geben. Denn in dieser Art haben wir in Wahrheit eine Grundform vor uns, von der wir eine jede Schwierigkeit alle übrigen Formen der Rhizostomen ableiten können; eine Grundform, wie sie die Theorie forderte, ist nun hier einmal erhalten geblieben!

Die acht Mundarme, deren parweises Zusammengehören besonders schön hervortritt, sind noch ungegliedert, unverästelt. Sie sind unmittelbar durch Verschmelzung der Krausen der Aurosa-Arme entstanden. Die Mundöffnung ist zugewachsen, die Randtentakeln sind verloren gegangen und wir haben Archirhiza vor uns. Auch insofern steht diese Art auf einer niedrigen Stufe, als ihr jede Anhangsorgane fehlen. Es verläuft in den fast cylindrischen Mundarmen nur ein Kanal oder Gefäß, der „Hauptkanal“. Es ist dies die einfachste Entwicklung des Kanalsystems. An der

Axialseite sind die Mundarme mit den bisher als „Saugkrausen“ bezeichneten Bildungen besetzt. Wir schlagen für dieselben den Namen „Trichterkrausen“ vor und werden die Oeffnung, welche sich in jeder Trichterkrause findet, „Trichteröffnung“ nennen. Die Rechtfertigung dieser neuen Benennung folgt im zweiten Teile, wo die Trichterkrausenverhältnisse eingehend vergleichend besprochen werden sollen.

Die Trichterkrausen gleichen denen der übrigen Rhizostomen. In jede Krause führt ein Kanal, der am Grunde derselben mündet. Die Krausen sind stets trichterförmig gestaltet; die Trichterwand wird von der Krause gebildet, während den Trichterstiel der Kanal vorstellt. Diese kleinen Kanäle münden sämtlich in das eine Hauptgefäß des Armes (vergl. d. Abbildg. im S. d. M. Taf. XXXVI Fig. 1—2).

***Cephea conifera.* Haeckel, n. sp.**

Diese gleichfalls neue Species, welche den Tropengürtel des pacifischen Oceans bewont, zeichnet sich durch die langen comprimierten Unterarme aus, welche doppelt so lang sind als der festangewachsene Oberarm. Die Oberarme sind immer zu zwei mit ihren Abaxialrändern an der Mundscheibe verwachsen, und zwar beginnen an dem Endpunkte des mit der Mundscheibe verwachsenen Oberarmes sofort die beiden „Gabellappen“ der Unterarme. Jeder dieser sechszehn Gabellappen ist an seinem Distalende wiederum in zwei kleine Läppchen getrennt. *Cephea conifera* bildet insofern einen Uebergang, wie E. Haeckel bemerkt, zu dem Genus *Polyrhiza*, bei welchem die acht gabelteiligen Unterarme doppelt gabelspaltig oder dichotom verästelt sind. Eine Abbildung, welche vortrefflich diese Beschaffenheit der Mundarme zeigt, befindet sich im „System der Medusen“, Taf. XXXVI, Fig. 3—6.

Was die Kanäle anlangt, so findet sich auch hier ein Hauptkanal, der am Spirituspräparat, welches noch dazu nicht besonders erhalten war und sehr zusammengeschrumpft erschien, $\frac{1}{2}$ cm. betrug. Am lebenden Tiere dürfte der Durchmesser desselben wol das Dreifache betragen. Dieser Hauptkanal (Oberarmkanal) teilt sich in zwei „Nebenkanäle“, so wollen wir künftighin die sich abgrenzenden und einen fast dem Hauptkanal gleichstarken Durchmesser zeigenden Kanäle nennen. Die Nebenkanäle kann man auch als „Unterarmkanäle“ bezeichnen, da sie stets in denselben verlaufen. Von diesen Kanälen werden kleinere Kanäle abgegeben, welche sich in die Trichterkrausen verzweigen.

Von Anhangsorganen kommen erstens eigentümliche lange schmale fadenförmige Peitschen vor. Da dieselben äusserst dicht mit Nesselzellen besetzt sind, so wollen wir dieselben „Nesselpeitschen“ nennen. Sie finden sich bald an der Verwachsungsnat des Mundes, bald an den Armen. Bei dieser Species kommen dieselben in grosser Anzahl vor. Viele Hundert besetzen die Arme. Darunter sind mindestens Einhundert, welche länger als der Durchmesser des Schirmes sind, also länger denn 12 cm. Ueber die Ontogenie und Phylogenie derselben wird im Allgemeinen Teile berichtet werden. In den grösseren sowol wie in den kleineren Nesselpeitschen findet sich ein Kanal vor. Am Distalende mündet derselbe nach aussen. Nicht überall war es zwar möglich, eine Oeffnung mit Sicherheit zu erkennen, da oft die Enden entweder gänzlich abgerissen oder schlecht erhalten waren. Während bei der später zu betrachtenden Cramborhiza die Nesselpeitschen mit zwei Reihen von kleinen Tentakeln (Digitellen) besetzt waren, fehlen diese bei unserer Art. Die die Trichterkrausen umsäumenden kleinen Tentakeln werden wir mit dem Namen „Digitellen“ belegen. Weiter unten wird der Bau derselben näher geschildert werden.

Ausser diesen Peitschenorganen finden sich eigentümliche kolbenförmige Blasen vor, die wir „Nesselkolben“ benennen. Dieselben sind bald von gestreckter länglicher, bald von der bei *Cotylorhiza* näher zu beschreibenden Art.

Bald finden sie sich kurz, bald lang gestielt, in ziemlicher Anzahl zwischen den Trichterkrausen zerstreut sitzend. Wol immer besitzen dieselben eine Oeffnung an ihrer Spitze. Ihr histologischer Bau stimmt mit den bei den übrigen Rhizostomen sich widerfindenden gleichen Gebilden überein.

***Polyrhiza vesiculosa.* L. Agassiz.**

Bei diesem im roten Meere einheimischen Genus sind die acht Mundarme gabelteilig. Jeder derselben ist wiederum doppelt gabelspaltig oder dichotom. Der Oberarm setzt sich ebensowenig wie bei den nahe verwandten Cepheen über die erste Gabelteilung fort.

Das Gefässsystem ist dasselbe wie bei *Cephea conifera*. In jedem Oberarm verläuft ein Hauptgefäss, welches in die beiden Gabeläste Nebengefässe abgiebt. Die Kanäle selbst sind von ansehnlicher Grösse. Sehr oft finden sich die Krausen noch gar nicht verwachsen (s. Fig. 7). Es ist dann noch gar kein Kanal

vorhanden, sondern eine „Armrinne“, wie sie bei den Ulmariden zum Beispiel sich findet. Es kann somit Narung oder Wasser nicht bloß durch die Trichterkrausen an den verwachsenen Partien aufgenommen werden, sondern es communicirt das ganze Canalsystem mit dem äusseren Medium. Worauf mag aber diese noch nicht vollendete Verlötung der Armränder beruhen? Vielleicht lebt diese Art in einer Umgebung, in welcher ihr dieser Zustand der Arme zum Vorteil gereicht. Es ist dieses Vorkommen eine glänzende Bestätigung der zwar auch onehin schon hinreichend feststehenden Theorie der Verwachsung der Rhizostomenarme und deren Herleitung von aurosaähnlichen Formen (vergl. im Allg. Teil p. 269). Es sei noch bemerkt, dass das untersuchte Exemplar vollkommen ausgewachsen war, nicht etwa ein junges Tier, bei dem erst während des zunehmenden Alters die Verlötung hätte noch eintreten können.

Die Trichterkrausen zeigen keinen von dem allgemeinen Typus abweichenden Bau. Sie sind zahlreich mit den kleinen Digtellen besetzt. An den Krausen findet man keine Nesselpeitschen, wol aber ist das Centrum der Armscheibe dicht besetzt mit einem Büschel von langen Nesselpeitschen, die länger als der Schirmdurchmesser sind. Die übrigen zu diesem Genus gehörigen Arten (*P. homopneusis* und *P. Orithyia*, S. d. M. p. 577) besitzen dieselben jedoch auch und zwar in ziemlicher Menge zwischen den Krausen der Mundarme. —

***Cassiopea ornata.* Haeckel, n. sp.**

Die acht Arme sind bei dieser Art von cylindrischer Gestalt. Jeder Arm ist gefiedert in drei bis vier Par Hauptäste, welche wiederum in kleine Nebenäste gefiedert sind. Die Länge der Arme übertrifft den Schirmradius, welcher 6 cm. misst. Es existirt ein Hauptkanal, der bis zur Spitze des Unterarmes verläuft und in die drei bis vier Par Hauptäste Nebenkanäle abgiebt. Es richtet sich also die Zahl der Nebengefäße nach der Zahl der Hauptäste des Armes. Von diesen gehen dann in die Krausen Kanäle ab. Die Krausen, welche nur auf der axialen Seite der Mundarme stehen, bieten keinen abweichenden Bau. Zwischen den Trichterkrausen sitzen „kolbenförmige Anhänge“, die Nesselkolben, welche in der Grösse der Breite der Hauptäste gleichen. Sie sitzen meist an langen Stielen, doch kommen auch kurz gestielte vor. Die durch die Verwachsung des Mundes gebildeten Krausen sind gleichfalls mit diesen Nesselkolben dicht besetzt. An einem der Exem-

plare waren diese Organe abgerieben und so trat die Verwachsungsnat mit den noch stehen gebliebenen Krausen deutlich hervor (S. d. M. Taf. XXXVII).

Zusammenfassung.

Wir können ungefähr folgendes als Ergebnis zusammenfassen: Die Toreumiden repräsentiren mit Archirhiza an der Spitze den niedrigsten Entwicklungszustand der Rhizostomen. Von Archirhiza mit ihren noch ungegliederten Armen, in denen nur ein Kanal verläuft, lassen sich die übrigen ableiten. Bei Cephea und Polyrhiza sind die Arme gabelteilig und in Folge dessen ist das Hauptgefäß one sich selbst fortzusetzen in zwei Gefäße, die Nebengefäße, zerfallen. Bei Cassiopea sind die Arme mit Fiederästen besetzt und in Folge dessen ist das Gefäßsystem abgeändert, die Canäle ebenfalls gefiedert.

Während bei Archirhiza nur Trichterkrausen gefunden werden, sind bei den übrigen die Anhangsorgane vorhanden. Die Nesselkolben kommen sowol zwischen den Krausen der Arme, als auch zwischen denen der Mundnat vor. Bei den Cepheen treten dann neben den Nesselkolben auch die Nesselpeitschen auf. Dann wäre noch zu erwähen, dass sich bei Polyrhiza die Mundarme in noch nicht verwachsenem Zustande vorfanden. Die Mundnat war bei dieser Art mit Nesselpeitschen dicht besetzt.

B. Pilemidae.

Lychnorhiza lucerna. Haeckel, n. sp.

Eine detaillirte Beschreibung der Mundarme ist bereits im „System der Medusen“ gegeben, wir beschränken uns daher auf Folgendes: Der Oberarm, der in einen dreieckigen Schulterlappen verbreitert ist, ist lateral comprimirt. Der Unterarm beginnt mit drei breiten Lappen; er ist dreikantig pyramidal. Die axiale Krausenreihe des Oberarmes setzt sich in die des Unterarmes fort, während die die beiden abaxialen grösseren Flügel desselben besetzenden Trichterkrausenreihen Neubildungen sind.

Der Verlauf der Gefäße ist folgender: Es findet sich im Oberarm ein Gefäß, das Hauptgefäß. An der Basis des Unterarmes giebt dasselbe drei Nebengefäße ab, setzt sich aber selbst fort in der Axe des Unterarmes. Jedes der drei Nebengefäße versorgt je eine Krausenreihe. Die Krausen selbst sind von an-

sehnlicher Grösse, dicht buschig besetzt sind die Ränder derselben mit Digitellen. An den Unterarmen finden sich die langen Nesselpeitschen, die an 15. Ctm. gross waren.

Die histologische Untersuchung ergab, dass dieselben keineswegs lange Röhren vorstellen, in deren Mitte ein Kanal verläuft, so wie es bei *Cephea* und *Polyrhiza* der Fall war, sondern dass dieselben in ganzer Länge aufgeschlitzt waren. Sie stellen eine in die Länge gewachsene Trichterkrause vor. An beiden Rändern der langen Rinne sitzt je eine Reihe von Digitellen. Aus der ursprünglich im Kreise stehenden Digitellenreihe der Krause sind durch die Längsauswachsung die zwei Reihen entstanden (vergl. 2. Theil p. 276).

***Pilema pulmo*, Haeckel.**

Als Vertreter der zweiten Unterfamilie der Pilemiden, der Eupilemiden, wollen wir *Pilema pulmo* und *P. clavigera* beschreiben.

Wir treffen bei den Eupilemiden auf eine neue den vorhergehenden Familien noch nicht zukommende Bildung. Es sind dies die „Schulterkrausen“ oder „Scapuletten“. Sie sitzen an der abaxialen Fläche der Oberarme. Jede Schulterkrause besitzt ihren eigenen Kanal, welcher in den Oberarm mündet. Die die Schulterkrausen besetzenden Trichterkrausen sind von demselben Bau wie jene, welche auf den Mundarmen vorkommen.

Die Unterarme sind dreikantig pyramidal gestaltet. An den drei Kanten sitzen die drei Reihen von Trichterkrausen auf. Diese reichen jedoch nicht bis zum Distalende hinab, sondern besetzen nur drei Viertel des Unterarmes. Der letzte Abschnitt desselben ist ohne jeden Anhang, er wird als „Terminalknopf“ bezeichnet. Das Gefässsystem besteht aus folgenden Teilen. Das Hauptgefäss nimmt die acht Scapulettengefässe auf, um dann drei Nebenkäule in die Unterarme abzugeben. Der Hauptkanal selbst setzt sich in der Axe des Unterarmes fort, wie wir es schon bei *Lychnorhiza* sahen. Nach dem Aufhören der Krausenreihen münden die vier Gefässe zusammen, verlaufen ein kurzes Stück in der Axe des Armes um dann wieder in vier zu zerfallen, von denen das eine in der Axe weiterläuft, während die übrigen drei in den Flügel verlaufen und sich hier verzweigen. An den verschiedenen Oeffnungen des Terminalknopfes finden sich an jungen Exemplaren Digitellen vor, wenn auch nur vereinzelt. An ausgewachsenen Tieren findet sich jedoch nur eine Oeffnung an der Spitze vor. Die Terminalknöpfe sind dicht besetzt mit Nesselkapselzellen.

Die Trichterkrausen sind oft sehr gelappt, so dass es schwierig ist die Grösse der einzelnen zu bestimmen, zumal sie dicht gedrängt bei einander sitzen. Die Oeffnungen, welche in die Krausen führen, sind mindestens centimetergross, also zur Verdauung von ziemlich grossen Tieren geeignet.

Bei einer Pilema waren die Trichterkrausen dicht angefüllt mit kleinen Crustaceen. Sie fanden sich in halbverdaulichem Zustande und zwar lagen in den einzelnen Krausen die Chitinteile derselben in grosser Menge.

Ähnlich wie *P. Pulmo* verhält sich *P. clavigera*. Die Unterarme sind gleichfalls dreikantig pyramidal geformt. Das letzte Viertel ist auch hier zum Terminalknopf modificirt. Was diese Art von der vorhergehenden vornehmlich unterscheidet, ist das Auftreten von Nesselpeitschen auf dem Mundkreuz; sie erreichen die Grösse des Schirmradius. Doch nicht nur auf dem Mundkreuz treten diese Organe auf, sondern auch auf den Scapuletten. Hier sind dieselben aber von weit geringerer Länge. Die Trichterkrausen sind stark gelappt und sitzen eng aneinander.

Was diese Art besonders interessant macht, ist das Vorkommen einer Bildung, die wir bei weiter keiner Art antreffen. Einzelne Trichterkrausen, und zwar meist diejenigen, welche an den Enden der Arme oder Aestchen derselben stehen, sind im Begriffe zu Nesselpeitschen zu werden! Es sind in die Länge gewachsene Krausen, die in ihrer ganzen Länge — sie beträgt 1 Ctm. — geöffnet sind, so dass man mit der Sonde von der Basis bis zur Spitze die beiden Ränder aus einander biegen kann. Jeder Rand ist mit einer Reihe von Digitellen besetzt. Das obere Ende ist umgebogen (siehe die Fig.). Vielleicht ist diese Erscheinung erst sekundär und beim Absterben des Tieres als eine durch Muskelcontraction herbeigeführte zu betrachten.

***Stomolophus fritillaria*. Haeckel, n. sp.**

Aus der dritten Unterfamilie der Pilemiden, den Stomolophiden, soll die Gattung *Stomolophus* näher betrachtet werden. Wir finden bei ihr eigentümlich modificirte Mundarme. Dieselben sind dichotom verästelt und zu drei Viertel ihrer Länge verwachsen.

Was aber diese Gattung besonders interessant macht, ist das Verhalten der Gefässe. An jungen Tieren (vergl. die Abbildung im S. d. M. Tafel XXXV. Fig. 2, 3) sind die beiden Ränder der Arme noch nicht einmal aneinandergelegt, geschweige denn ver-

wachsen. An älteren Exemplaren zeigt sich wol eine Zusammenfaltung, doch keine wahre Verwachsung. Die Arme sind in ganzer Länge geöffnet. Es kann also nicht von Kanälen oder Gefässen, sondern nur von Armrinnen gesprochen werden. Trichterkrausen wie bei den übrigen Rhizostomen giebt es daher nicht. Die Digtellen finden sich die Ränder besetzend.

Auf dem Querschnitt durch das gabelteilige Distalende eines Armes sieht man, wie die beiden Ränder aneinanderliegen, one verwachsen zu sein. Ein gleiches Verhalten bietet sich bei den Schulterkrausen. Es sitzen acht Par Scapuletten auf dem durch die acht verwachsenen Arme gebildeten Scheibenstamme auf. An jungen Exemplaren (s. d. Abbildg. im S. d. M. Taf. XXXV. Fig. 3, 4) sind dieselben noch einfach gebaut und springen als längliche Blätter parweis vertical hervor. Ein Querschnitt durch ein solches Scapulett zeigt dasselbe Verhalten wie der durch die Arme gelegte. Der Kanal, der in jedes Scapulett führt, ist auch hier in seiner Länge geöffnet, also nur eine Rinne. Bei älteren Tieren sind die Scapuletten stark gekräuselt. Ob sich im späteren Alter die Verlötung noch vollzieht, lasse ich unentschieden. Ein ausgewachsenes Exemplar konnte ich nicht untersuchen.

Von dem Gefäss- oder richtiger Rinnensystem ist also zu sagen, dass sich eine Hauptrinne findet, welche sich in zwei Nebenrinnen spaltet, welche wiederum an die Aeste Rinnen abgeben. Eine Uebereinstimmung mit den Pilemiden ist also nicht vorhanden. Stomolophus scheint überhaupt eine isolirte Stellung einzunehmen. Dasselbe gilt auch von Brachiolophus, aus welchem ersterer abzuleiten ist. Seine Arm bildung ist nach Haeckel durch fortgeschrittene Concrescenz der Arme von Brachiolophus entstanden. Die Dichotomie der Arme ist beiden gemein.

Irgend welche Anhangsorgane existiren bei Stomolophus nicht. Sie nehmen also auch in dieser Hinsicht eine tiefere Entwicklungsstufe ein. Wir können diese eben beschriebenen Eigentümlichkeiten des Baues als ursprüngliches Verhalten ansehen und sie also als einen früh abgelösten Zweig der Pilemiden, der sich nicht weiter entwickelt hat, oder aber als rückgebildete Formen betrachten. Dann wäre den Tieren vielleicht ein Vorteil in der Ernährung gegeben gegenüber der früheren Trichterkrausenbildung. Doch sind dies nur Vermutungen.

Zusammenfassung.

Das Kanalsystem der Lychnorhiziden und Eupilemiden ist

übereinstimmend. Es findet sich ein Hauptgefäss, welches bis zum Ende des Unterarmes verläuft und an der Basis desselben drei Nebengefässe abgibt, welche dem ersteren parallel verlaufen.

Eupilemiden und Stomolophiden stimmen darin überein, dass das Hauptgefäss die sechzehn aus den Schulterkrausen austretenden Gefässe aufnimmt.

Die Trichterkrausen sind von demselben Bau wie bei den Toreumiden, nur dass sich ausser der ventralen Reihe noch zwei dorsale Reihen finden. Von Anhangsorganen findet man nur die Nesselpeitschen.

C. Versuridae.

Haplorhiza und Cannorhiza. Haeckel, n. sp.

In diesen beiden Gattungen bietet sich der denkbar einfachste Typus der Rhizostomen mit nur einem Subgenitalportikus dar.

Dieselbe Armbildung wie sie die Toreumide Archirhiza zeigte, tritt uns hier entgegen. Dieselben sind ebenfalls einfach, weder verästelt noch gabelspaltig. Auch das Gefässsystem gleicht dem bei Archirhiza gefundenen vollständig. In gleich primitiver Form findet sich nur ein Kanal, welcher die Trichterkrausen versorgt.

„Wenn bei Archirhiza die vier Subgenitalhölen centripetal in die Magenöhle hinein bis zur Berührung verwachsen und die Berührungsstellen durchbrochen werden, so entsteht Haplorhiza mit ihrem einfachen Subgenitalportikus.“ (S. d. M. p. 604.) Verwachsen nun die Arme seitlich miteinander, so entsteht Cannorhiza. Auch bei diesem Genus findet sich nur das eine Gefäss wie bei Haplorhiza. Besondere Anhangsorgane finden sich ebensowenig wie bei Archirhiza.

Wir füren beide Genera hier mit auf — ohne sie selbst untersucht zu haben —, weil von ihnen die übrigen Versuriden sich ableiten lassen.

Versura palmata. Haeckel, n. sp.

Die Arme der Versuriden sind entweder doppelt fiederspaltig, wie bei dieser Art, oder trichotom verästelt. Die breiten „handförmigen“ Arme sind mit sechs bis sieben Par Fiederästen, deren Länge von innen nach aussen gleichmässig abnimmt, besetzt. Der Oberarm setzt sich in den Hauptzweig des Unterarmes fort. Zwischen den Trichterkrausen sitzen eine Menge von Nesselkolben. Dieselben haben den Bau wie die bei Cotylorhiza beschrie-

benen. Sie besitzen nur kurze Stiele und sind von weit geringerer Grösse wie bei *Cotylorhiza*, wie überhaupt letztere erstere um das dreifache ihrer Grösse übertrifft. In jeden Nesselkolben führt ein Kanal. Ausser diesen Organen finden sich noch am Ende jedes Fiederastes „keulenförmige Blasen“. Diese Blasen sind nichts anderes als verwachsene Trichterkrausen, welche ihre Tentakeln eingebüsst haben. Eine Oeffnung in denselben existirt nicht, wenigstens konnte an keiner Blase dieselbe gefunden werden (siehe die Figur 34). Diese keulenförmigen Blasen sind mit Nesselzellen dicht besetzt.

Im Ektoderm finden sich hier eigentümliche als Drüsen angesprochene Zellen, die wir weiter unten im Zusammenhange betrachten wollen.

Das Gefässsystem schliesst sich eng an das von *Haplorhiza* und *Cannorhiza* an. Es kann nur ein Hauptkanal unterschieden werden, welcher in die Fiederäste Gefässe abgiebt. Diese wiederum schicken an die Trichterkrausen Gefässe.

Cotylorhiza tuberculata. L. Agassiz.

Bei dieser so häufigen Form sind die acht Mundarme breit und kurz. Jeder derselben zerfällt in zwei plattgedrückte blattförmig comprimirt Unterarme. Der Oberarm setzt sich nicht über die Gabelteilung des Unterarmes fort. An der ventralen Seite sind die Arme mit Trichterkrausen besetzt, zwischen denen in der Mitte sich „Saugrören“ befinden. Ausser diesen kleinen „Saugrören“ — es sind unsere Nesselkolben — finden sich noch zehn bis zwanzig längere, die besonders an der Gabelteilung des Oberarmes in die beiden Unterarme sitzen. In jeden der acht Oberarme verläuft ein Hauptgefäss, welches sich an der Stelle der Gabelung in zwei Gefässe teilt, die beiden Nebengefässe. In Fig. 4 sind die Unterarme abgebildet, um die Verzweigung der beiden Nebengefässe in die Trichterkrausen und Nesselkolben zu zeigen. Je ein Gefäss geht in eine Krause und endet in einer Trichteröffnung (s. Fig. 21). Jeder der Nesselkolben besitzt ein Gefäss für sich. Ehe die einzelnen Gefässe der Trichterkrausen sowol als der Nesselkolben sich vereinigen, gehen sie zahlreiche Anastomosen ein. —

Zusammenfassung.

Bei den Versuriden finden wir die Krausen der Mundarme nur ventral. In Folge dessen ist auch das Gefässsystem einfach.

Bei Haplorhiza und Cannorhiza fand sich nur ein Kanal, der Hauptkanal, bei Versura teilt er sich in die Aeste. Bei Cotylorhiza können wir zwei Nebengefässe unterscheiden, welche die beiden Teiläste des Hauptgefässes vorstellen. Von diesen Nebengefässen führen dann zu den Trichterkrausen Gefässe dritter Ordnung, wie dies auch bei Toreumiden und Pilemiden der Fall ist. Von Anhangsorganen finden sich die Nesselkolben vor, ausserdem die „kolbenförmigen Anhänge“ und bei der nicht näher untersuchten Stylorhiza auch die Nesselpeitschen.

D. Crambessidae.

Crambessa Pictonum. Haeckel.

Ueber den Bau der Crambessiden, dieser im Jare 1869 von E. Haeckel¹⁾ entdeckten Familie, sind wir jetzt ziemlich im Klaren. Durch diese Untersuchungen sowol als durch die später folgenden von Grenacher und Noll²⁾ sind wir über die Krausen und ihren Bau hinreichend aufgeklärt. Wir wollen deshalb uns hierüber kurz fassen und nur auf die Entwicklung des Kanalsystems näher eingehen. Der Oberarm ist von einer Reihe Trichterkrausen an seiner ventralen Seite besetzt. Diese setzt sich in den Unterarm fort. Die beiden abaxialen Flügel desselben sind bis an ihre Spitze mit zwei Krausenreihen besetzt, welche besonders stark gelappt sind. Die Krausen der dreikantig pyramidalen Unterarme sind „so mannichfaltig gefaltet und gekräuselt“, die Lappen der Krausen so nahe aneinander stehend, dass die ganze Gesamtoberfläche des Unterarmes als eine sehr unregelmässig zerklüftete und gefurchte, von fast wolligem Aussehen erscheint (vergl. Gren. u. N. a. a. O.). An der Spitze der Arme werden die Krausen kleiner, sodass das Distalende der Arme das Ende einer dreiseitigen Pyramide bildet.

Ueber das Kanalsystem findet sich bei Grenacher und Noll nur das Vorkommen von einem Hauptkanal festgestellt. Zwei Querschnitte durch den Oberarm sind auf Taf. VII Fig. XV b u. c gegeben. Der auf dem ersten Querschnitt sich zeigende Kana

¹⁾ Ueber die Crambessiden, eine neue Medusenfamilie der Rhizostomengruppe, Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Band 19, 1869, mit Abbildung.

²⁾ Grenacher und Noll, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Rhizostomen. Frankfurt a. Main 1876.

erscheint von eigentümlicher Gestalt. Das mit cbr bezeichnete Lumen ist wol nur der Hauptkanal, während der spaltförmige Hohlraum, welcher das zweite kleinere Lumen verbindet, wol einen auf dem Querschnitt getroffenen seitlich abgehenden Kanal vorstellt. Ähnlich scheint auch der zweite Querschnitt gedeutet werden zu müssen. Durch die Güte des Herrn Prof. Haeckel konnte ich Crambessiden in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien untersuchen und somit zugleich die Entwicklung des Gefäßsystems feststellen.

An jungen Crambessiden, deren Schirmdurchmesser ungefähr fünf Ctm. beträgt, sind die acht Arme vollkommen einfach, weder verästelt noch an ihren Enden gabelspaltig. Sie gleichen denen von Haplorhiza! Wie bei dieser, so verläuft auch hier nur ein Gefäß, das Hauptgefäß, welches an die noch sehr kleinen wenig oder gar nicht gelappten Trichterkrausen Gefäße abgibt. An vielen der Krausen sind die Digitellen noch gar nicht einmal entwickelt, sondern finden sich als kleine Papillen den Rand der Krausen umsäumend.

Auf dieses Entwicklungsstadium mit noch ungeteilten Armen folgt dann ein Stadium, bei welchem eine Gabelspaltung des Distalendes der Arme eingetreten ist. Das Tier hatte einen Schirmdurchmesser von sechs Ctm. An sieben von den acht Armen war die Gabelspaltung bereits eingetreten, während an dem achten Arme noch nichts davon zu sehen war. Jedes der kleinen Gabelläppchen besaß bereits einige Gefäße. An diesem Exemplar (siehe Fig. 5) war die Abgabe der Gefäße in die Krausen sehr schön zu beobachten. In gleichmässigen Intervallen wird ein zum Hauptkanal rechtwinklig stehendes Gefäß an die Krausen abgeschickt.

An den beiden Gabellappen, welche später bei zunehmendem Wachstum zum Unterarm werden, fanden sich noch keine Krausen vor, während die Gefäße bereits miteinander verzweigt waren. Die Trichterkrausen sind jetzt schon stark gelappt, oft zierliche Bäumchen bildend, sodass es bereits schwierig ist, die einzelnen von einander abzugrenzen.

Bei der darauf folgenden Stufe sind die Lappen weiter gewachsen und an ihren Abaxialseiten mit Trichterkrausen besetzt. Ein solches Stadium ist in Fig. 4 dargestellt. Die Lappen sind auseinandergelegt, um die Gefäßverzweigung deutlich zur Anschauung zu bringen. Ein Hauptgefäß, h, giebt zwei Nebengefäße in die Lappen ab. Der dritte auf der Figur nicht zu sehende Flügel wird noch durch einzelne von Zeit zu Zeit vom Hauptge-

fäss abgehende Gefässe versorgt. Denkt man sich nun, wie es ja in Wahrheit geschieht, das Distale des Unterarms in die Länge wachsend und mit ihm also auch die Krausenreihen, so entsteht der lange dreikantig pyramidale Unterarm von *Crambessa* Tagi.

Durch das Längswachstum werden aber auch die Gefässe in die Länge wachsen und so eine zur Axe des Armes parallele Stellung nehmen. Wir haben dann zwei Nebengefässe in den beiden Hauptflügeln des Unterarmes, während es im dritten Flügel wol auch zur Bildung eines Kanales gekommen ist. Es finden sich also beim erwachsenen Tiere drei Gefässe im Unterarme.

***Mastigias Papua.* L. Agassiz.**

Die Oberarme sind gross und frei, die Unterarme wie bei *Crambessa* dreikantig prismatisch gestaltet. Die Trichterkrausen sind, je näher sie der Basis des Unterarmes stehen, desto grösser entwickelt. Sie sitzen oft wie auf Stielen auf (s. d. Fig. 2). Zwischen den Krausen sind Nesselkolben eingestreut, welche aber von kleiner Gestalt sind. Die Krausen des Unterarmes sind gleichfalls in verschiedene Lappen zerfallen. Sie gleichen dann mit ihren Stielen zierlichen Bäumchen. Je tiefer man am Unterarm heruntergeht, desto kürzer gestielt erscheinen dieselben. Die zweite Hälfte des Unterarmes ist ihrer Trichterkrausen verlustig gegangen und erscheint dann als dreikantig pyramidalen „Endanhang“. Es ist dasselbe Vorkommen, wie wir es bei *Pilema* gesehen haben. Eine Oeffnung findet sich an diesem „Terminalknopf“ vor. Die einzelligen Drüsen kommen in grosser Zahl vor, merkwürdigerweise im Ektoderm.

***Thysanostoma thysanura.* Haeckel, n. sp.**

Während bei *Mastigias* die Oberarme von ansehnlicher Länge waren, sind sie hier wie bei *Crambessa* kurz. In ihnen verlaufen die Hauptgefässe. Die Unterarme sind gleichfalls dreikantig-prismatisch, von riemenförmiger Gestalt. Ihre Länge übertrifft den Durchmesser des Schirmes — dieser beträgt acht Ctm. — um das Dreifache.

Das Oberarmgefäss teilt sich an der Basis des Unterarmes in drei Nebengefässe, one sich selbst fortzusetzen. Jedes verläuft in einem der drei schmalen Flügel und schickt Gefässe an die Trichterkrausenreihen ab (vergl. die Fig. 3). Diese Gefässe können dann wieder Anastomosen untereinander bilden. Die Trichterkrausen-

öffnungen sind ziemlich gross, was sich auch an den Spirituspräparaten sehr gut nachweisen liess.

Anhangsorgane kommen nicht vor. Bis zum Distalende der Arme verlaufen die Krausen. Die Drüsenzellen finden sich sowohl im Ektoderm als im Entoderm. —

Cramborhiza flagellata. Haeckel, n. sp.

Diese neu entdeckte Art schliesst sich hinsichtlich des Kanalsystems eng an die vorhergehenden an. In den starken freien Oberarmen verläuft das Hauptgefäss, welches in die drei Nebengefässe sich spaltet. Jedes Nebengefäss verläuft in einem der Flügel der dreiseitig pyramidalen Unterarme. Oberarm wie Unterarm sind sich an Grösse gleich. Die Trichterkrausen sind von bedeutender Grösse und stark gelappt. Zwischen ihnen finden sich Nesselpeitschen. Sie sind sehr lang und übertreffen daher die Unterarme weit an Länge. In jeder Peitsche verläuft ein Gefäss. An den über und über mit Nesselkapselzellen bedeckten Peitschen sitzen zwei Reihen von Digitellen auf. Eine Oeffnung scheint am Distalende vorhanden zu sein. Die braunen Drüsenzellen finden sich auch bei dieser Art.

Zusammenfassung.

Das Verhalten des Gefässsystems bei den untersuchten Arten ist folgendes: Ein Hauptgefäss verläuft im Oberarm und teilt sich an der Basis der dreikantig pyramidalen Unterarme in drei Nebengefässe, welche in die drei Trichterkrausenreihen Gefässe abgeben. Krausenreihen finden sich zwei an der dorsalen, eine an der ventralen Seite, doch können durch Abschnürung daraus sechs bis neun entstehen (vergl. über Himantostoma, S. d. M. p. 616).

Die Schulterkrausen fehlen den Crambessiden gänzlich.

Die Gallerte.

Die Gallertsubstanz oder das Stützgewebe besitzt bei sämtlichen Rhizostomen Zellen. Dieselben sind bald von sternförmiger, bald von ovaler Gestalt. Sie finden sich oft mit langen Fortsätzen, Leukocyten gleichend. Nach Claus¹⁾ können diese Zellen „unter lebhafter amöboider Bewegung ihre Lage verändern.“

¹⁾ C. Claus, Ueber Charybdea marsupialis. Arbeiten aus dem zoolog. Institut Wien. II. Heft 1878.

Man findet sie bald einzeln, bald zu mehreren zusammenliegend. Sie pflanzen sich durch Teilung fort. Jeder Zelle kommt ein Kern zu.

Nach den jetzigen Ansichten ist die Gallertsubstanz ein Ausscheidungsprodukt der Entodermzellen. Die sich in ihr vorfindenden Zellen sind ausgewanderte Entodermzellen.

Indem die Entodermzellen die Gallerte ausscheiden, werden die angrenzenden Zellen mit in dieselbe hineingerissen. Sie werden nun wie vorher zur Bildung der Gallerte so auch zur Ernährung derselben tätig sein. Es ist dies ein an die Thätigkeit der Osteoblasten erinnernder Vorgang. Wie diese die Grundsubstanz des Knochengewebes ausscheiden, so scheiden hier die Entodermzellen die Gallertsubstanz aus. Wie dort Zellen mit in die Substanz hinein geraten, so ist dies auch hier der Fall.

Um nicht immer eine Umschreibung gebrauchen zu müssen, wie „die Zellen, welche sich in der Gallerte vorfinden“ ist es wol zweckmässiger, einen Namen für dieselben einzuführen und sie analog den Osteoblasten Colloblasten zu nennen. Ausser diesen Colloblasten kommen in der Gallertsubstanz Fasern vor. Sie verleihen derselben eine feste Consistenz und sind bei den Contractionen der Arme wol auch mit im Spiele, indem sie den Muskelfibrillen entgegen wirken. Claus¹⁾ fasst dieselben als Verdichtungen der Grundsubstanz auf. Die Beschaffenheit der Fasern ist sehr verschieden. Bald sind dieselben sehr fein, bald von ziemlicher Stärke. Ihre Form ist meist eine runde.

Teilweise sind dieselben korkzieherartig aufgerollt, was aber erst secundäre Erscheinungen sind. Im Leben sind dieselben wie straffe Fäden ausgespannt (vgl. Claus a. a. O.).

Bei vielen Rhizostomen bildeten diese elastischen Fibrillen ein förmliches Netzwerk. Dichtverschlungen verlaufen sie hier in den verschiedensten Richtungen durcheinander. Leider achtete ich Anfangs nicht auf das Vorkommen der Fasern in der Gallerte, glaube aber sicher zu gehen, wenn ich ihr Vorkommen als ein sämtlichen Rhizostomen zukommendes ansehe. Bei den Craspedoten ist ihr Vorkommen bei Aeginiden, Geryoniden und Trachynemiden beobachtet. Nach Hertwig ist die Verbreitung derselben bei den Craspedoten eine allgemeine.

Bei den Acraspeden sind dieselben bei Pelagia, Nausithoë,

¹⁾ a. a. O. p. 39.

Aurelia, Charybdea gefunden worden. Bei Aurelia kommen in der Gallerte ausserdem noch die Colloblasten vor.

Das Entoderm.

Das Entoderm kleidet die Gefässe oder Kanäle aus; ausserdem ist die Innenfläche der Trichterkrausen von Entodermepithel überzogen. Die Zellen des Entoderms sind cylindrisch und bilden, wie man auf Querschnitten erkennt, stets nur eine Schicht. Jede der Entodermzellen trägt eine Geissel, welche zur Fortbewegung der Nahrung dient. Diese Zellen assimiliren die Nahrung sowol als sie dieselbe aufspeichern können, worauf das Vorkommen von Fetttropfen, Concrementkügelchen und die Vacuolenbildung innerhalb derselben zu deuten scheinen¹⁾. Bisweilen wurden Nesselkapselzellen im Entoderm aufgefunden.

Wir wollen hier uns kurz fassen, da die histologischen Verhältnisse schon vielfach dargestellt worden sind und erwähen nur noch das von Claus²⁾ beobachtete Vorkommen der Gefässplatte oder Entoderm lamelle auf Querschnitten durch die Arme der Rhizostomen.

Das Ektoderm und die Muskulatur.

Das Ektoderm, welches die Mundarme überzieht, besteht ausschliesslich aus Epithelmuskelzellen. Die Muskelfibrillen, die der Querstreifung entbehren und sehr lang sind, verlaufen in der Längsrichtung des Hauptkanals. Die Trichterkrausen werden von aussen desgleichen von Epithelmuskelzellen überkleidet, sowie überhaupt sämtliche Anhangsorgane der Rhizostomenarme.

Die Nesselzellen sind über das ganze Ektoderm zerstreut. Die Nesselkapseln werden in den verschiedensten Formen angetroffen (s. die Figuren). Am dichtesten sitzen sie auf den weiter unten zu beschreibenden Digitellen auf, welche die Trichterkrausen umsäumen. Nesselwarzen oder Nesselpapillen, so wie sie noch bei Aurelia sich finden, kommen bei keiner Rhizostome vor. — Das Vor-

¹⁾ Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie von O. u. R. Hertwig. Jena 1878.

²⁾ Claus, Grundzüge der Zoologie, Wien 1880, p. 277.

kommen von Ganglienzellen konnte nachgewiesen werden, obgleich bei der Untersuchung nur conservirtes Material angewendet werden konnte und die Fortsätze derselben nur einigemal bei *Cotylorhiza* beobachtet wurden. — Wir glauben aber nicht fehlzugehen, wenn wir überall da, wo Epithelmuskelzellen vorkommen, auch das Vorkommen von Nervenfasern und Ganglienzellen annehmen¹⁾. (Vergl. Fig. 8.)

Die „gelben Drüsenzellen.“

Bei einem grossen Teile der untersuchten Rhizostomen fanden sich einzellige Drüsen vor, welche von dem Bau der gewöhnlich beschriebenen Drüsen abweichen. Diese Drüsen, denn wir halten diese Zellen dafür, kommen entweder einzeln oder in Partien angehäuft sowol im Ektoderm als im Entoderm vor. So finden sie sich bald in kugligen, bald in traubenförmigen Partien zusammenliegend in die Gallerte hineinragend vor (vgl. Fig. 22). Sie sind einzellig, kugelförmig und werden von einer doppelt contourierten Membran umgeben. Der Inhalt dieser Zellen besteht aus kleinen Körnern, zwischen denen ein Zellkern bei Behandlung mit Boraxcarmin sehr deutlich hervortritt. Ihre Farbe ist meist braun, soweit an conservirten Exemplaren dieselbe überhaupt mit Sicherheit angegeben werden kann. Vielfach findet man diese Zellen in Teilung begriffen. Ein scharfer Contour teilt die Kugel im Durchmesser in zwei Teile. Färbt man jetzt, so wird in jeder Teilhälfte ein Kern sichtbar. Auch fanden sich Zellen, bei denen der Inhalt in drei Teile zerfallen war, wobei also das eine Teilstück sich bereits wieder geteilt hatte. — Diese eben beschriebenen Zellen haben grosse Ähnlichkeit mit den von Heider²⁾ bei *Sagartia troglodytes* beschriebenen Zellen. Er beschreibt sie als Pigmentkörner, rund, mit doppeltem Contour umgeben, mit grobkörnigem und dunkelbraunem Inhalte. Er lässt diese Zellen nach Kleinenberg zur Nahrungsaufnahme in Beziehung stehen. Wir halten diese Anschauung für richtig und sprechen diese Zellen als Drüsenzellen an, welche in ihrer Membran jedenfalls eine kleine schwer erkennbare Oeff-

¹⁾ Vgl. O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig, 1878.

²⁾ A. von Heider, *Sagartia troglodytes* Gosse, Ein Beitrag zur Anatomie der Actinien, Sitzungsberichte der wien. Academie, 1. Abteilung 1877, p. 385.

nung zur Entleerung ihres Inhaltes besitzen. Ein Kern sowol wie die in Zweiteilung begriffenen Zellen sind Heider vollkommen entgangen. Erst von O. u. R. Hertwig ¹⁾ wurde derselbe nachgewiesen. Jener Ansicht von Heider, welcher die Zellen als Pigmentkörner betrachtet, stellten O. u. R. Hertwig die Ansicht gegenüber, dass man es hier mit einzelligen Parasiten zu tun habe. Dieselben glaubten eine Identität mit den bei den Radiolarien beschriebenen „gelben Zellen“ nachweisen zu können, die bestimmt pflanzlicher Natur sind. Ob diese Uebereinstimmung wirklich besteht, werden wir weiter unten untersuchen, vorher aber sehen, ob der Deutung als Drüsenzellen etwas im Wege stehe.

Wir finden, dass weder die doppelt contourirte Membran noch der Kern und die in Teilung begriffenen Zellen uns irgendwie an dieser Deutung hindern. Was aber den Nachweis für die Identität der gelben Radiolarienzellen mit den braunen oder gelben Actinienzellen betrifft, so scheint derselbe nicht geliefert. Die gelben Zellen der Radiolarien, welche von E. Haeckel ²⁾ besonders eingehend untersucht worden sind, haben andere chemische Reactionen wie die der Actinien. Dass sie äusserlich sich einander gleichen und zum Verwechseln ähnlich sind, kann kaum herangezogen werden. Färbt man die Radiolarienzellen mit Jod, so färben sie sich bekanntlich sofort blau oder violett, ein Zeichen, dass sie stärkehaltig sind. Die Behandlung mit Jod wurde von O. u. R. Hertwig auch bei den Zellen der Actinien angewendet, ohne dass eine Färbung eingetreten wäre. Sie gleichen hierin den bei den Rhizostomen gefundenen Zellen.

Diese einzige Reaction ist schon für sich beweiskräftig genug um zu zeigen, dass wir es hier mit gänzlich verschiedenen Bildungen zu tun haben. Denn niemals färbten sich die Actinienzellen blau, in keinem ihrer Entwicklungszustände; das ist sehr wichtig, da man ja den Einwurf machen könnte, dass sie nur zu bestimmter Zeit ihrer Entwicklung und ihres Wachstumes stärkemehlhaltig seien, sei es vor oder nach der Teilung.

Auch die übrigen von den genannten Autoren vorgenommenen Reactionen, um die pflanzliche Natur derselben nachzuweisen, haben zu keinem Resultate geführt. Sie berichten: „Um ferner die chemische Beschaffenheit der Membran festzustellen, behandelten wir isolirte runde Körper sowol mit Chlorzinkjod als auch mit Jod-

¹⁾ O. u. R. Hertwig, Die Actinien.

²⁾ E. Haeckel, Studien über Moneren etc., p. 119.

schwefelsäure in der bei Botanikern üblichen Weise. Die Membran nahm nach einiger Zeit einen bläulichen Schimmer an, eine ganz überzeugende Reaction trat aber nicht ein. Immerhin möchte in Anbetracht der Kleinheit des Objectes und der nicht völlig sicheren Wirkungsweise der beiden Reagentien das erreichte Resultat schon dafür sprechen, dass die Membran von Cellulose gebildet ist¹⁾. Uns, wie gesagt, wird aus diesen Versuchen nur das Gegentheil um so sicherer, dass wir es hier mit andren Zellen als den bei den Radiolarien gefundenen zu tun haben, dass letztere pflanzlicher Natur sind, erstere aber Drüsen vorstellen.

Wir nehmen deshalb mit Cienkowsky an, dass die jodhaltigen „gelben Zellen“ der Radiolarien niederste pflanzliche Parasiten sind, und halten die bei Actinien in oft ungeheurer Menge auftretenden Zellen sowie die bei den Rhizostomen sich findenden und ersteren an Grösse gleichenden Zellen für zur Nahrungsaufnahme und zur Verdauung in Beziehung stehende Zellen, für einzellige Drüsen. —

Wir hätten jetzt den Bau der Digitellen,
 der Trichterkrausen
 und der Anhangsorgane
 näher zu beschreiben, ziehen es aber vor, dies mit im zweiten Teile zu tun, um uns nicht zu wiederholen, wenn wir die Entwicklung der eben genannten Organe widergeben. —

II. Teil.

A. Geschichtliches.

Der erste, welcher überhaupt die Bezeichnung „Rhizostomae“, Wurzelmündige, einfürte, war Cuvier im Jare 1799²⁾. „Nous avons donné le nom général de Rhizostomes à l'autre moitié du grand genre Medusa, comprenant les espèces, qui n'ont point de bouche ouverture au centre, et qui paraissent se nourrir par la succion des ramifications de leur pedicule“ etc.

Cuvier stellte somit die Medusen mit Mundöffnung streng gegenüber den Medusen mit obliterirtem Mund.

¹⁾ a. a. O. p. 49.

²⁾ Citirt von E. Haeckel, System der Medusen, p. 560. Cuvier, Journal de Phys. Tom. 49. p. 436.

Nach Cuvier war es Eschscholtz, welcher die Rhizostomen als Familie den übrigen Acraspeden gegenüberstellte. Bei ihm ist die Theorie, nach welcher sich diese Tiere durch Saugöffnungen ernären sollen, zuerst mit klaren Worten ausgesprochen. Er sagt: „Es mangelt den Tieren dieser Familie eine grosse nach aussen frei geöffnete Mundöffnung, welche bei denen der anderen Familien in der Mitte zwischen allen Armen befindlich ist. Dagegen sind ihre vielfach verästelten oder gespaltenen Arme mit vielen Saugöffnungen begabt, und zur Aufnahme des eingesogenen Nahrungsstoffes dienen feine Rörchen, welche den Saft zum Magen führen, indem sie sich in ihrem Verlaufe unter einander vereinigen“ (1829, System der Acalephen, p. 42).

Im selbigen Jare 1829 entwickelte auch Tilesius¹⁾, in einer Schrift, die vornehmlich über Cassiopea handelt, die Theorie der Saugkrausen. Nach ihm sind die Medusen Animalia siphonizantia, wie schon Forskål, welchen er citirt, dies für Fistularien, Salpen und Physophoren gezeigt habe. Nach Tilesius ist schon das Vorhandensein vieler Mundöffnungen ein Criterium des Saugens. Ebenso wenig aber wie die Salpen ihre Nahrung einsaugen, ebenso wenig ist dies auch bei den Rhizostomen der Fall. Diese sollen sich, wie er sagt, „durch eine zallose Menge von Saugeporen ernären, welche an der äusseren Fläche ihrer acht Arme ihren Sitz haben und den abgesogenen Nahrungssaft durch verästelte Harrörchen in die Rören der Arme und aus diesen in den Magen ergiessen, nach Art und Form der Pflanzentiere“ etc. An einer anderen Stelle bezeichnet er dann die Mundarme als mit Saugwarzen von aussen besetzt. Grosse und kleine „Cotyledonen und Sauger“ sollen die Beute aussaugen und die abgesogenen Säfte in den Magen durch die kleinen Rören in die grossen führen.

Am Ende seiner Abhandlung zieht er dann noch eine Parallele zwischen einem Tintenfisch, Loligo, und den Armen der Cassiopea. Offenbar hat er überhaupt die Oeffnungen an den Armen keiner genauen Untersuchung unterworfen, sonst hätte ein solcher Vergleich nicht möglich sein können. Dass seine Abhandlung überhaupt nichts taugt und seine Mittheilungen, welche bisher als sehr exact angenommen wurden, nichts wert sind, ist von E. Haeckel gezeigt worden²⁾. Diese Ansicht von Tilesius hat sich bis auf

¹⁾ Tilesius, Zur Naturgeschichte der Medusen. I. Cassiopeae. 1829. Forskal, Descriptiones animalium, quae in itinere orientali observavit Petrus Forskal. Hafniae 1775, p. 112.

²⁾ vgl. Syst. d. Med. p. 470, 568, 593.

den heutigen Tag erhalten und figuriren die Saugwarzen der Rhizostomen noch heute in den Lehrbüchern!

Wir haben nun nur noch einiger Abhandlungen zu gedenken, welche wohl einen Zweifel gegen diese Ansicht aufzuwerfen geeignet waren.

Die erste ist von Huxley ¹⁾. Er giebt in dieser Abhandlung eine Schilderung des Canalsystems und fügt eine Abbildung von *Rhizostoma mosaica* bei, auf welcher die Trichteröffnung vortrefflich zu sehen ist. Wenn Huxley auch die Gefäßverzweigungen auf den Kanten der Arme als die Mägen zahlreicher Polypentiere betrachtet wissen wollte, so war er doch der Wahrheit um vieles näher als jene vorher genannten Forscher.

Von den folgenden Arbeiten haben wir die von Fr. Müller zu erwähnen, der die Polystomie auf Verwachsung der Armränder zurückführte ²⁾. Nach Fr. Müller war es Agassiz ³⁾ im Jare 1862, welcher junge Rhizostomen beobachtete und das Vorkommen einer Mundöffnung feststellte. Er beobachtete zuerst die Verwachsung der Ränder des Mundes und stellte den Satz auf, dass die Polystomie eine secundäre Erscheinung sei.

Eine im Jare 1870 erschienene Abhandlung von Brandt ⁴⁾ zerstreute auch den letzten Zweifel an dieser Ansicht. Dieser Forscher untersuchte *Rhizostoma Cuvieri* Lk.; also dieselbe Meduse, welche wir jetzt als *Pilema pulmo* Hkl. bezeichnen, und zwar war es ein junges Tier, welches er beobachtete. Brandt stellte fest, dass in der Jugend die Rhizostomen einen Mund besitzen, und dass derselbe erst während des späteren Wachstumes obliterirt. Jetzt ist diese Tatsache auch bei anderen Gattungen festgestellt und das Vorhandensein eines Mundes an jungen Exemplaren als überall vorkommend nachgewiesen.

Weiterhin kommt Brandt auf die Ernährung zu sprechen. Seine eigenen Worte sind folgende: Da dem erwachsenen *Rhizostoma* ein Mund fehlt, so nehmen alle Autoren an, dass die Nahrungsaufnahme nur durch die Mundarme vor sich gehen kann,

¹⁾ Huxley, On the Anatomy and the Affinities of the Family of the Medusae, 1849, Philosoph. Transact.

²⁾ Fritz Müller, Archiv f. Nat. XXVII. 1861. I. p. 302.

³⁾ L. Agassiz, Contributions to the Natural Hist. of the U. S. of Amerika, Vol. IV, 1862, p. 132.

⁴⁾ Al. Brandt, Ueber *Rhizostoma Cuvieri* Lmk., Ein Beitrag zur Morphologie der vielmündigen Medusen. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Petersburg. Tome XVI, No. 6, 1870.

welche Saugrören darstellen. Doch nach welchen physikalischen oder mechanischen Grundsätzen diese Aufnahme von statten geht, bleibt dunkel. Man hat hierbei besonders auf die Capillarität der Gefässe der Saugarme hingewiesen. Möglicherweise wirkt auch die Contractilität der Gefässe in den Armen mit, oder es nehmen die Oscillationen des Wassers der membranösen Wandungen des Magens durch das rhythmische Zu- und Aufklappen des Schirmes Anteil. Exacte physiologische Experimente haben hierüber zu entscheiden. . . . Bisher ist selbst das Aufsaugen von Flüssigkeit durch die Arme noch keineswegs eine constatirte Tatsache.“

Dann wird von Brandt noch das Vorkommen von Fischen in der Centralhöhle des Gastrovascular-Systemes erwänt und die darauf bezügliche Stelle von Blainville citirt, welcher sagt: *J'ai moi-même aussi trouvé quelquefois de petits poissons dans les écurées et même dans des rhizostomes.*“ Brandt will diesen Fall der Verantwortlichkeit des Verfassers überlassen, wie er sagt; fügt jedoch selbst einen Fall hinzu, wo sich in der Magenöhle eines halberwachsenen Exemplars von *Rhizostoma* ein lebender junger *Portunus holsatus* von etwa 6 bis 8 mm. Länge befand. „Ich übernehme es nicht zu unterscheiden, wie er in die Centralhöhle des *Rhizostoma* gelangt war, doch könnte man unter Anderem sehr wol zulassen, dass er bereits als Larve oder in der frühesten Jugend eingewandert ist.“ . . . Dass es dieser umständlichen Deutung nicht bedarf, die überhaupt auf einer Verkennung des histologischen Baues des Entoderms beruht, werden wir weiter unten sehen. — — Die die Krausen besetzenden kleinen Digitellen tut Brandt mit folgenden Worten ab: „Die Flügel sowohl, als auch die blattförmigen Anhänge der Arme besitzen feine nach aussen führende Gefässöffnungen, in deren Umgebung auf den Krausen-Rändern feine franzenförmige Fulfäden sitzen.“ Und wieviel kommt gerade auf die Kenntniss des Baues der Digitellen an!

Einer fünften und letzten Untersuchung haben wir noch zu gedenken, nämlich der Untersuchung von Grenacher und Noll¹⁾ über *Crambessa* Tagi. Die Verfasser sind die ersten, welche den wahren Sachverhalt an *Crambessa* darstellten. „Ueber das Wesen der Mundöffnungen, so berichten dieselben, namentlich über ihre Begrenzungen, ihre Grössenverhältnisse, und damit über ihre Anzahl ins Klare zu kommen, ist durchaus keine so einfache Sache,

¹⁾ Grenacher und Noll, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Rhizostomen. Frankfurt a. M. 1876.

wie es Manchem erscheinen möchte, und wir haben, da wir bei der Untersuchung an Ort und Stelle über etwaige Vorarbeiten im Unklaren waren, ziemlich lange Zeit gebraucht, um wenigstens einigermaßen zutreffende Begriffe darüber zu erwerben. Ganz damit zu Ende zu kommen, ist uns freilich auch nicht geglückt. . . . Betrachtet man den freien Rand eines mundtragenden Lappens (dieser Ausdruck ist gleich unserem: Trichterkrause) mit blossen Auge oder mit der Lupe, so sieht man, dass der wollige Besatz des Randes sich auf alle die zahlreichen Ausbuchtungen, secundären u. s. w. Lappchen hinerstreckt. Schneidet man mit der Scheere einen kleinen Teil davon ab und betrachtet ihn von der Seite bei schwacher Vergrösserung, so erkennt man, dass man es hier mit einem Teil eines vielfach gefalteten Trichters zu tun hat, dessen freier Rand mit äusserst zahlreichen contractilen Tentakeln besetzt ist. Die Wände des Trichters sind einander sehr genähert, der Hohlraum desselben also ziemlich eng. . . . Sie bestehen aus einer durchsichtigen Gallertmasse wie die des Schirmes; diese hebt sich scharf ab von dem trüben Epithelialbeleg (Endoderm), welcher den Hohlraum des Trichters auskleidet.“ Ueber den feineren Bau der Digitellen und der Krausen selbst wird nichts weiter angegeben. Weiterhin wird dann über die Grösse gesprochen, welche ein solcher Trichter besitzt. „Mikroskopische Oeffnungen sind es keinesfalls; ihr Umfang misst gewiss nach Centimetern; wie gross aber, das können wir mit Bestimmtheit nicht angeben.“ Dann kommt weiter eine wichtige Bemerkung, die allein genügt, die Theorie der Saugmündchen umzustossen. Sie berichten nämlich, einmal aus einer dieser Trichteröffnungen einen kleinen halbverdauten Fisch von etwa Zolllänge herausgezogen zu haben, ein Beweis, dass es sich hier um eine Verdauung innerhalb der Krause handelte.

Dass diese Beobachtungen von Grenacher und Noll nicht in die Lehrbücher übergingen, liegt wol daran, dass sie sich nur auf eine Gattung erstreckten.

B. Entstehung und Bau der Digitellen.

Untersucht man die Trichterkrausen näher, so findet man den offenen Rand derselben mit kleinen tentakelähnlichen Organen besetzt. Man wird sofort an die Gastralfilamente erinnert, und fragt es sich nun, ob diese kleinen Organe wie die Gastralfilamente vom Entoderm überzogen sind oder vom äusseren Keimblatt. Sind dann zweitens diese Organe Neubildungen, welche allein bei den Rhi-

zostomen vorkommen, oder finden sie sich auch bei den übrigen Discomedusen? Um diese Frage zu beantworten, untersuchten wir verschiedene der Discomedusen daraufhin. Von den Semostomen wurde *Pelagia perla* untersucht. Die Ränder der langen Mundarme entbehrten unserer Organe; dafür fanden sich aber über die ganze Ectodermalfäche Nesselwarzen oder Nesselpapillen zerstreut. Es sind Anhäufungen von Nesselzellen, welche über das übrige Ektoderm hervorragend auf einer Gallertwucherung sitzen. Zwischen diesen Nesselpapillen verlaufen die Epithelmuskelzellen in zierlicher Weise. Eine solche Nesselpapille ist in Fig. 17 abgebildet. Während diese niedere Discomeduse Mund-Tentakeln entbehrt, besitzen die Cyaneiden und Ulmariden, zu welcher letzteren *Aurelia* gehört, dieselben. Bei *Aurelia* finden sich sowohl die Nesselpapillen als auch die tentakelähnlichen Organe vor. Wählt man aber junge Exemplare, so sieht man nur Nesselpapillen. Die Digitellen, wie wir diese Organe nennen wollen, sind nichts anderes als weiterentwickelte Nesselpapillen. Sie entstehen noch jetzt ontogenetisch als blosse Ansammlungen von Nesselwarzen auf einer Gallertwucherung. Den den Rändern der Arme am nächsten sitzenden wird jede, auch die geringste Grössenzunahme als Vorteil bei der Erlangung der Beute gereicht haben. Indem so dieselben ihre Längenzunahme auf die Nachkommen übertrugen, entstanden die sich jetzt findenden Organe. Sie sind also ectodermalen Ursprunges, wie an Fig. 15 zu sehen ist. Auf dieser Figur ist von einem noch nicht erwachsenen Tiere ein Stück des Armandes abgebildet. Man sieht, wie die Digitellen an der Aussenfläche des Ektoderms entspringen. Auf Fig. 16 ist dann das Verhältnis bei einem erwachsenen Tiere dargestellt. Das Entoderm beginnt unterhalb der Digitellen.

Vergleicht man den Bau dieser Digitellen näher mit jenen bei den Rhizostomen sich findenden Digitellen, so sieht man, dass dieselben übereinstimmen. Es sind ein und dieselben Bildungen. Innerhalb der Digitellen verläuft eine Gallertaxe, so wie es auch bei den Gastralfilamenten der Fall ist. Dieselbe wird vom Ektoderm überzogen. Die Ektodermzellen haben an ihrer Basis Muskelfibrillen ausgeschieden (vgl. Fig. 14). Entfernt man das Ektoderm, so sieht man, wie die Gallertaxe durch quere Einschnitte in chordaähnliche Zellen zerlegt wird. Diese Erscheinung ist jedenfalls sekundär und beim Absterben der Tiere eingetreten, zumal die Quereinschnitte selten eine solche Regelmässigkeit zeigen, wie

auf der Figur 14 dargestellt ist. Der Kopf der Digitellen (s. Fig. 13) ist dicht mit Nesselkapseln besetzt.

Dass diese eben beschriebenen Organe einen Namen für sich verdienen, um nicht mit den Tentakeln und den Gastralfilamenten verwechselt zu werden, leuchtet ein.

Sowol bei den soliden wie den hohlen Tentakeln haben wir es mit Entodermbildungen zu tun, das heisst bei ersteren ist die Axe, bei letzteren die Auskleidung entodermal. Die Magenfilamente sind vom Entoderm überzogen, während ihre Axe übereinstimmend mit den Digitellen aus Gallertsubstanz besteht. Wir unterscheiden demnach:

- 1) echte Tentakeln, ursprünglich an dem Schirmrand der Medusen sitzend, Axe hol oder aus chordaanlichen entodermalen Zellen gebildet.
- 2) Gastralfilamente (oder Filamenttentakeln), Axe aus Gallertsubstanz bestehend, vom Entoderm-Epithel überzogen.
- 3) Digitellen, an den Mundarmen sitzend; Axe aus Gallertsubstanz bestehend, von ektodermalen Epithelmuskelzellen überzogen. —

Was die Funktionen anlangt, so dienen die echten Tentakeln sowie die Digitellen als Waffen zum Fangen der Nahrung. Ausserdem werden beide als Tastorgane fungiren.

Die Gastralfilamente stehen sowol zur Verdauung in Beziehung, worauf ihre Drüsenzellen deuten, als sie auch als Schutzorgane für die Geschlechtsorgane dienen, wofür ihre Lage und der dichte Besatz mit Nesselkapseln, vornehmlich an ihrem Distalende, sprechen. —

C. Entstehung der Arme und des Kanalsystems der Rhizostomen.

Dass die Rhizostomen mit ihren verwachsenen Armen von Discomedusen mit vier Mundarmen abzuleiten sind, ist die bisherige Annahme. Immerhin blieb noch unerklärlich, auf welche Weise aus den vier Mundarmen zum Beispiel einer Aurelia die acht Mundarme der Rhizostomen entstanden seien. Durch die wichtige Entdeckung der *Aurosa furcata* durch E. Haeckel wurde diese Lücke ausgefüllt! Wir haben jetzt eine Form, bei welcher die vier Mundarme bereits durch einen Einschnitt in zwei divergente Schenkel getheilt sind. *Aurosa* gehört zu den Ulmariden und ist

nächstverwandt mit *Aurelia*¹⁾. Wie letztere so besitzt auch sie acht Sinneskolben mit acht breiten adradialen, bisweilen zweiteiligen Velarlappen, deren jeder auf seiner exumbralen Oberseite, eine Strecke vom Schirmrande entfernt, eine Reihe von zahlreichen kurzen Tentakeln trägt, alternierend mit eben so vielen kleinen Dorsalläppchen. Dies ist die Diagnose sowol von *Aurelia*, wie von *Aurosa*. Nur dass erstere vier einfache, letztere vier gespaltene Mundarme besitzt, ist der einzige Unterschied (vgl. S. d. M. p. 551 u. p. 559)!

An dem Arm einer *Ulmaride* (s. d. Fig. 6) unterscheidet man die Armrippe (*costa brachialis*) und die Armspreiten, welche die beiden symmetrisch gleichen Hälften der blattförmigen Arme vorstellen. Die concave innere Fläche ist vom Entoderm, die convexe äussere hingegen vom Ektoderm überzogen, und zwar von ektodermalen Epithelmuskelzellen. Die Ränder der „Armkrausen“ werden von den Digitellen besetzt.

Indem nun die Ränder der Armkrausen mit einander verwachsen, entsteht ein Kanal, und zwar der Hauptkanal. Dieses Verwachsen der Armränder zeigen uns noch jetzt die Rhizostomen in ihrer Jugend. Wir können diesen Process also unter unseren Augen sich vollziehen sehen!

Wie entstehen nun aber die Gabelappen und innerhalb derselben die Kanäle? Hier scheint uns die Ontogenie wichtige Schlüsse auf die Phylogenie zu gestatten. An jungen Rhizostomen sind die Arme noch nicht gespalten, sondern gleichen den Armen der am einfachsten gebauten Rhizostome, der *Archirhiza*. Es findet sich nur ein Hauptkanal vor. Die Entodermauskleidung desselben besorgt die Gallertbildung. Indem nun auch am Distalende des Kanals diese Gallertausscheidung von statten geht und der Kanal selbst weiter wächst durch Vermehrung seiner Entodermzellen, wird leicht eine Teilung des Kanals eintreten können. Diese Teilung können wir uns vorstellen als hervorgerufen durch das ungleichmässige Wachstum der Entodermzellen, welche an einer Stelle stärker wuchern als an der andern.

Es wäre demnach die Bildung des Kanales primär, die der Lappen secundär, durch erstere bedingt. —

¹⁾ Es ist von E. Haeckel das Vorkommen von zweispaltigen Mundlappen schon bei einer normalen *Ephyra* von *Aurelia* beobachtet worden! Siehe hierüber *Metagenesis* u. *Hypogenesis* von *Aurelia aurita*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte u. Teratologie der Medusen von E. Haeckel. Jena 1881.

Indem nun die Entodermzellen beider Kanäle nach verschiedenen Seiten Gallerte ausscheiden, entsteht die Lappenbildung, wie wir sie in den verschiedensten Formen vorkommen sehen.

Diese Anschauung wird unterstützt durch die Beobachtung, dass an jungen Crambessen zum Beispiel die Teilung des Kanales an seinem Distalende eingetreten ist, aber noch keine Lappenbildung. Diese tritt erst secundär auf! —

Weiteren Untersuchungen ist es vorbehalten, nachzuweisen, ob diese Ansicht die richtige ist.

D. Entstehung und Bau der Trichterkrausen.

Bei der Untersuchung der Trichterkrausen zeigte es sich, dass die von Al. Brandt (a. a. O.) verlangte physiologische Beobachtungsweise an lebenden Tieren nicht nötig ist, um die Funktionen der Krausen zu erkennen. Es genügt auch hier die Kenntnis des feineren Baues der Organe, um mit voller Sicherheit auf ihre Funktionen zu schliessen. — Gehen wir noch einmal auf das Zusammenwachsen der Arme von Aurosa zurück. Es verwachsen die beiden Ränder der Arme, nachdem sie sich aneinander gelegt haben, in verschiedenen Berührungspunkten. Es bleiben also eine Menge von Oeffnungen übrig. Um diese stehen die Digitellen. Wachsen nun die freien Ränder, welche die Oeffnungen umsäumen und begrenzen, in die Länge, so entsteht naturgemäss ein Trichter. Die Oeffnung in den Kanal wird also in der Tiefe des Trichters liegen. Dieser selbst kann durch Lappenbildung stark vergrößert werden, sodass seine Eingangsöffnung nach Centimetern misst. Je nach dem verschiedenen Wachstum sind die Trichterkrausen modificirt. Wächst zum Beispiel der Trichter und mit ihm die Oeffnung in den Kanal in die Länge, so scheint es, als ob ein Kanal aus jeder Trichterkrause wegfürte (vgl. die Figuren). So finden wir es zum Beispiel oft bei *Cotylorhiza*, wo der Kanal innerhalb der Krause zu verlaufen scheint, um sich dann in den geräumigen Trichter zu öffnen. Dieser Kanal ist also die in die Länge gewachsene ursprüngliche Verwachungsstelle der beiden Armränder.

Die Trichterkrausen werden vom Entoderm ausgekleidet, dessen Zellen von hoher cylindrischer Gestalt sind. Auf das Entoderm folgt eine dünne Lage Gallerte und auf diese die Epithelmuskelzellen des Ektoderms. Die Muskelfibrillen verlaufen in der Richtung der durch die Krause gelegten Längsaxe.

Das ganze Organ mit seinen Digitellen ist einer ausserordentlichen Ausdehnung fähig. Denken wir an unsere Süsswasser-Hydra, welche dieselben Epithelmuskelzellen besitzt. Sie kann sich von einem bis auf wenige Millimeter contrahirten Zustand bis zu mehreren Centimetern ausdehnen. Und wie sich dann weiter die Tentakeln einer Hydra contrahiren und ausdehnen können, so werden es auch die Digitellen vermögen. Die Trichterkrausen besetzen, wie schon oben erwähnt, bei Toreumiden und Versuriden nur die ventrale Armseite mit einer Längsreihe. Bei den Pilemiden und Crambessiden hingegen finden sich noch zwei dorsale Reihen. Ueber die Entstehung derselben sagt E. Haeckel im System der Medusen p. 581: „Während so die Ventralcrispe der Pilemiden unzweifelhaft als Homologon der einfachen Axial-Krause der Toreumiden sich ergibt, so erscheinen dagegen die beiden Dorsal-Crispen der Ersteren als eigentümliche Bildungen, welche den Letzteren fehlen. Indessen ergibt die genauere Untersuchung, namentlich der Entwicklung, sowie die ausgedehnte Vergleichung der mannichfaltigen verschiedenen Krausen-Formen, dass dies nicht der Fall ist. Vielmehr sind die beiden Abaxialkrausen der Multicrispen selbständige Fortbildungen der beiden Gabellappen, welche bei vielen Unicrispen am Distalende der 8 Arme durch deren Gabelspaltung entstehen. Indem zwischen diesen beiden Gabellappen der Hauptstamm des Armes mit seiner einfachen Ventral-Krause in der ursprünglichen Richtung weiter wächst und sich in den starken „Unterarm“ fortsetzt, drängt er die beiden Gabellappen dergestalt auf die Dorsalseite hinaus, dass sie unter Axendrehung um ihre Insertions-Basis völlig umgeschlagen werden und dass ihre beiden Krausen eine ganz abaxiale Lage erhalten“ (s. p. 582 S. d. M.).

In derselben Weise wie bei den Pilemiden wird auch die Entstehung der zwei dorsalen Trichterkrausen bei den Crambessiden von Statton gehen. —

Die Bildung der Trichterkrausen, wie sie geschildert worden ist, kann sowol an jungen Exemplaren als auch an älteren und ausgewachsenen Tieren beobachtet werden. So bei *Polyrhiza vesiculosa*, wo die Kanäle noch im Verwachsen begriffen sind und die Trichterkrausen noch im Entstehen sind (vgl. im spec. Teile *Polyrhiza vesiculosa*). Auch *Stomolophus fritillaria* können wir hier anführen (vgl. p. 253).

Es entstehen diese Organe ontogenetisch auf dieselbe Weise,

wie sie sich im Laufe der Zeit bei ihren Vorfahren gebildet haben. Cenogenetische Erscheinungen sind nicht eingetreten.

E. Entstehung der Scapuletten oder Schulterkrausen.

Scapuletten oder Schulterkrausen sind die am abaxialen Schulter-Rande der Oberarme sich findenden blattförmigen oder kammförmigen Anhänge von E. Haeckel genannt worden. Sie kommen bei den Pilemiden vor und fehlen den drei übrigen Familien. Es finden sich stets sechzehn Scapuletten, von denen immer je zwei zusammenstehen. Die Schulterkrausen sind die obersten Lappen der Dorsal-Krausen, „welche durch einen tiefen Einschnitt von den unteren Hauptstücken der letzteren getrennt und abgelöst werden.“ Dieser Einschnitt ist von E. Haeckel die Scapular-Bucht genannt worden (S. d. M. p. 582). Durch Fortwachsen des Unterarmes ist dann die Bucht grösser und grösser geworden, sodass man dann glauben könnte, Neubildungen vor sich zu haben. An jeder Schulterkrause unterscheidet man nach E. Haeckel drei Ränder, einen inneren, oberen und unteren Rand. Mit dem inneren axialen Rande ist die Krause festgewachsen. Der obere Rand ist meist sichelförmig gekrümmt und mit Trichterkrausen besetzt. Der untere Rand ist glatt und concav ausgeschnitten. Krümmt man den convexen glatten Abaxial-Rand des Oberarmes aufwärts nach aussen, so legt sich dieser Rand mit dem concaven unteren oder „Fissions-Rand“ der Schulterkrause zusammen, sodass keine Lücke bleibt (a. a. O.). Was aber die Richtigkeit dieser Ansicht, nach welcher die Scapuletten der oberste Teil der Krausenreihe sind, am meisten beweist, ist der Bau derselben. Die dieselben besetzenden Trichterkrausen sind von demselben Bau wie die auf den Armen sitzenden. Sie haben dieselben Digitellen wie letztere. —

Nachdem wir die Anhangsorgane I. Ordnung, die Trichterkrausen und die Digitellen, betrachtet haben, kommen wir zu Organen, welche nicht sämtlichen Rhizostomen zukommen, sondern nur vereinzelt auftreten. Sämtliche im Folgenden zu beschreibenden Organe dienen als Waffen, mit Hülfe deren die Beute ergriffen wird. Einigen werden auch noch andere Funktionen zukommen, wie wir sehen werden.

Anhangsorgane II. Ordnung.

Alle die nun zu besprechenden Organe nennen wir Organe II. Ordnung, da sie aus Krausen hervorgegangen sind, nicht aber Neubildungen vorstellen. Wir können unmittelbar die Ontogenesis derselben verfolgen! —

Diese Organe zerfallen in zwei Gruppen. Diese zwei Gruppen entstehen naturgemäss durch Verwachsung der Trichterkrausen in zweifacher Weise. Eine dritte mögliche Weise der Verwachsung giebt es überhaupt nicht.

- I. Erstens können die Trichterkrausen in circulärer Richtung verwachsen; es entstehen dann die verschiedenen Formen der Nesselkolben. Diese Art der Verwachsung nennen wir Ringverwachsung (*concrescientia annularis*).
- II. Zweitens können die Trichterkrausen in longitudinaler Richtung verwachsen; es entstehen dann die verschiedenen Formen der Nesselpeitschen. Diese Art der Verwachsung nennen wir Längsverwachsung (*concrescientia longitudinalis*).

Wir beginnen mit der Darstellung der durch Ringverwachsung entstandenen Organe.

A. Entstehung und Bau der Nesselkolben.

Wir schildern im Folgenden den Bau und die Entstehung der Nesselkolben vornehmlich von *Cotylorhiza tuberculata*, welche im bestconservirten Zustande vorlag. —

An jedem Nesselkolben (s. Fig. 24) unterscheiden wir den Stiel und den Kopf. Der Kopf zerfällt widerum in einzelne Teile, in die capitula. Untersucht man die verschiedenen Trichterkrausen einer *Cotylorhiza*, so findet man solche, bei denen die noch kleinen Digitellen, welche im Kreise dieselbe umsäumen, sich eng aneinander gelegt haben. Bei anderen sieht man, wie einzelne der Digitellen zu Gruppen mit einander verschmolzen sind, Stiel mit Stiel, Kopf mit Kopf, sodass letztere ein Nesselpolster vorstellen. Dann trifft man Formen an, wo sämmtliche Digitellen in einzelne Partien verschmolzen sind. Es scheint dann die Oeffnung der Krause geschlossen zu sein. Hier und da steht noch eine Digitelle isolirt, um dann abzufallen. Indem nun diese verschmolzenen Digitellen — die Capitula der Nesselkolben — wachsen und

ebenso die Krause wächst, entsteht der Nesselkolben. Bald ist er lang gestielt, bald kurz gestielt.

Betrachtet man ein Capitulum (s. Fig. 26), so kann man an den Einschnitten erkennen, wieviel Köpfe der Digitellen an der Bildung desselben beteiligt waren.

In jeden Nesselkolben führt ein Kanal, der sich in der Mitte zwischen den Capitulis öffnet. An Querschnitten sieht man, wie die Köpfe der Kolben hohl sind, sodass also der Kanal vor dem Austritt in eine weite Höle mündet.

An Klopfrpräparaten sieht man, wie unter den dicht gedrängt sitzenden Nesselkapseln das Epithel zum Vorschein kommt. Es besteht aus grossen polygonalen Zellen, in denen an Carminpräparaten die Kerne sehr schön hervortreten (s. Fig. 28). Das Epithel der Stiele besteht selbstverständlich wie das der Trichterkrausen aus Epithelmuskelzellen, welche parallel der Längsaxe des Nesselkolbens verlaufen. Unter dem Epithel folgt die Gallerte und das Entoderm, welches den Kanal auskleidet. Im Entoderm finden sich die „einzelligen Drüsen“ bald einzeln bald in Paketen zusammenliegend vor. —

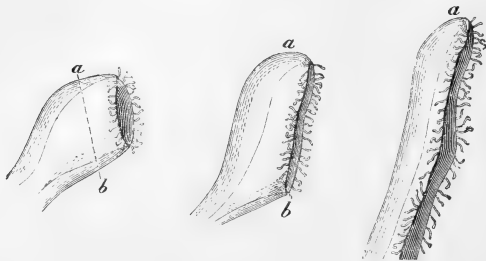
Sind wir so im Klaren über die Entwicklungsgeschichte der Nesselkolben, so werfen wir die Frage auf, wie sind dieselben phylogenetisch entstanden? Können sie anders entstanden sein als wie sie noch jetzt entstehen? Sie sind im Verlaufe von vielen Generationen auf dieselbe Weise entstanden, wie sie jetzt im Laufe der Entwicklung eines Individuums entstehen. Es wird ein Ueberfluss an Mundöffnungen vorhanden gewesen sein, in Folge dessen werden einzelne, indem sie nicht im Gebrauche waren, verwachsen sein. Durch die Verwachsung wurde aber ein Vorteil für das Tier gebracht, indem auf einer Stelle eine Menge von Nesselkapseln angehäuft wurden (die verwachsene Köpfe der Digitellen), und so entstand zunächst eine Waffe, die sich nur noch wenig zu vervollkommen brauchte, um zu dem jetzt vor uns stehenden Organ zu werden.

Von dem Bau der Nesselkolben bei *Cotylorhiza* weichen die der übrigen Rhizostomen wenig ab. Es ist nur in der Grösse ein Unterschied, und dieser ist wiederum in der Grösse der Krausen bedingt, und diese wider in der Grösse der einzelnen Arten.

B. Entstehung und Bau der Nesselpeitschen.

Der Verwachsung der Trichterkrausen im Kreis steht die Verwachsung in die Länge entgegen. Es verwachsen in diesem Falle

nicht die einzelnen Digitellen miteinander, sondern es zieht sich die Krause gleichsam in die Länge (in a b), sodass aus der ursprünglichen runden Trichteröffnung eine langgezogene schlitzförmige Oeffnung entsteht, an deren beiden Rändern die Digitellen in je einer Reihe stehen.



Höchst interessant ist es, dass wir dieses Stadium mit lang-aufgeschlitzter Oeffnung bei einer Rhizostome constant antreffen, nämlich bei *Pilema clavigera*. In Fig. 31 ist eine solche modificirte Krause abgebildet. Das Ende derselben ist stets umgebogen, was wahrscheinlich durch starke Muskelcontraction beim Absterben zu erklären ist.

An diese modificirten Trichterkrausen schliessen sich eng an die Nesselpeitschen der *Lychnorhiziden*. Man denke sich die Krause der *P. clavigera* noch weiter in die Länge gewachsen und man hat die Nesselpeitschen der *Lychnorhiza* vor sich. Diese sind also in ihrer ganzen Länge geöffnet. Doch kommen auch schon Peitschen vor, an welchen eine Verlötung der beiden Ränder eingetreten ist. Diese Verlötung geschieht dann unterhalb der Digitellen, sodass diese wie auf einer Leiste aufsitzen.

Eine dritte Form von Nesselpeitschen, welche von denen der eben genannten Art abzuleiten sind, findet sich bei *Cephea*. Die Verlötung der beiden Ränder ist vor sich gegangen. Es findet sich ein Kanal innerhalb der Peitsche, welcher bis zum Distalende verläuft. Die Digitellenreihen sind verschwunden. Die Peitsche ist in ganzer Länge mit Nesselkapseln dicht bedeckt. —

Auch an diesen Organen wie an den Nesselkolben zeigt es sich, wie zweckmässige Bildungen entstehen können durch zufällige Abänderungen, wie hier die Verwachsung der Trichterkrausen. Wie eine Abänderung, die dem Individuum zum Vorteil gereicht, sich vererbt, weiter fortbildet und wir schliesslich vor einem neuen Organe stehen, welches nichts mehr von seinem Ursprunge zeigt,

sondern one Kenntniss seiner Entwicklung uns als etwas Neugebildetes erscheint, dies zeigt uns die Entstehung der Anhangsorgane vortrefflich. Was aber diese Organe besonders interessant macht, ist die unverfälschte Wiederholung der Stammesgeschichte.

Wie Armbildung und Kanäle, wie Trichterkrausen und Digtellen, wie Nesselkolben und Nesselpeitschen einst entstanden sind und sich entwickelt haben, so entwickeln sie sich noch heute an jedem einzelnen Individuum! —

C. Die Terminalknöpfe.

Schon im speciellen Teil haben wir auf die Entstehung der Terminalknöpfe hingewiesen. Bei *Pilema pulmo* gingen jedenfalls die Trichterkrausen ursprünglich bis zum Distalende des Armes hinab. Dass sich jetzt das letzte Drittel des Unterarmes one Krausenbildung findet, ist vielleicht auf einen Ueberfluss an Trichterkrausen zurückzuführen, sodass die unteren verkümmerten. Eine Tatsache, die für den ursprünglichen Krausenbesatz spricht, ist die Teilung des Hauptkanales unterhalb der Krausen in drei Nebenkanäle. Weiter können wir das Vorkommen von Digtellen an den Oeffnungen des Terminalknopfes bei jungen Tieren als Beweis anführen.

Bei *Versura* findet sich am Ende eines jeden Unterarmes ein „Terminalkolben“. Derselbe ist als modificirte Krause aufzufassen und gehört zu den Nesselkolben.

Die Ernährung der Rhizostomen und die Bedeutung ihrer Anhangsorgane.

Nach den bisherigen Ansichten, wie sie in den Lehrbüchern zum Ausdruck kommen, sollte die Ernährung in folgender Weise von Statten gehen. Die Rhizostomen sollten mit ihren Armen die Beute erfassen und vermittels der „Saugöffnungen“ dieselbe aussaugen. Die Nesselkolben einer *Cotylorhiza* wurden auch als Saugrören gedeutet. Nachdem wir aber gesehen haben, dass es gar keine „Saugöffnungen“ giebt, sondern dass zur Aufnahme der Nahrung geräumige centimetergrosse Trichter dienen, an deren Proximal-Ende ein Kanal ausgeht, welcher zu den Nebengefässen führt, wie es schon bei *Crambessa* von Grenacher und Noll darge-

stellt wurde, ist die Ansicht von den Saugkrausen hinfällig geworden ¹⁾).

Die Nahrungsaufnahme vollzieht sich in folgender Weise. Die Trichterkrausen mit ihren Trichteröffnungen und den im Kreise den Rand derselben besetzenden Digitellen sind weit geöffnet; kommt nun ein Tier, sei es ein kleiner Fisch oder Krebs, in die Nähe der Oeffnung, so ist die Krause durch ihren Besatz von Epithelmuskelzellen im Stande sich auszudehnen und mittels der Digitellen die Beute aufzunehmen. Hierbei werden die Digitellen sowol als Waffen als auch als Tastorgane fungiren. Innerhalb der Trichterkrause (s. die Fig. 21a, auf welcher die Digitellen über der Beute zusammengeschlagen sind) werden die gefangenen Tiere durch die Entodermbekleidung verdaut. Man findet Krausen, in welchen die Reste von Krebsen in halbverdaulichem Zustande sich befinden. Der durch die Ausscheidung der Entodermzellen gewonnene Nahrungsbrei wird nun durch die Kanäle mittels des Flimmerepithels der Zellen, wie auch durch die Muskelcontractionen getrieben. Wie dehnbar diese Gefässe sind, kann man aus den oben angeführten Beispielen ersehen, wo man Fische von ziemlicher Grösse in denselben angetroffen hat. Die unverdaulichen Teile, das Skelet der Krebse zum Beispiel, werden dann durch einfaches Oeffnen der Krausen wieder entleert. Die Ernährung der Rhizostomen ist also nur in sofern verschieden von der der übrigen Medusen, als die Verdauung nicht im Magen stattfindet, sondern bereits in den Trichterkrausen und den Kanälen. —

Welchen Zwecken dienen aber die Anhangsorgane? Die durch die Ringverwachsung entstandenen Organe haben wir deshalb „Nesselkolben“ genannt, um ihre Funktion als Waffe anzudeuten. Sie werden beim Fange durch die Masse von sich entladenden Nesselkapseln die Ergreifung der Beute erleichtern. Bei *Cotylorhiza* sitzen viele derselben auf langen Stielen und sind als Saugrören gedeutet worden. Die Oeffnung wird jedoch zur Entleerung von Excrementen dienen, vielleicht auch, obgleich dies unwahrscheinlicher ist, zur Aufnahme von Wasser. Saugrören sind diese Organe mit ihren von Nesselkapseln dicht besetzten Köpfen kaum, es müssten denn die Nesselkapseln selbst zur Anheftung dienen.

Die Terminalknöpfe, wie sie sich bei *Pilema* am Distal-Ende

¹⁾ Wir bemerken an dieser Stelle noch, dass bei vielen Rhizostomen die Krausen durch das Wasser abgewaschen oder durch Tiere abgebissen sind. Es ist deshalb bei der Untersuchung Vorsicht nötig, um nicht das abnorme Verhältnis für das normale zu halten.

der Arme finden, dienen, da sie ebenfalls mit Nesselkapseln dicht besetzt sind, auch wahrscheinlich als Waffen.

Was nun die Nesselpeitschen anlangt, so müssen wir unterscheiden zwischen denen, bei welchen sich ein Kanal findet, also die Ränder der ursprünglichen Trichterkrause verwachsen sind, und zwischen denen, bei welchen dies nicht der Fall ist.

Bei *Pilema clavigera* werden die modificirten Krausen noch zur Nahrungsaufnahme dienen. Bei *Lychnorhiza* werden die schon sehr langen Peitschen trotz ihrer noch in ganzer Länge verlaufenden Oeffnung sowol zur Nahrungsaufnahme, als auch vornehmlich zum Umschlingen grösserer Tiere geeignet sein.

Nur als Fangarme dienen die Nesselpeitschen bei den Cepheen, wo sie dicht mit Nesselzellen besetzt sind und die Verlötung der Ränder zu einem Kanal eingetreten ist. In Folge der Contractilität der Muskelfibrillen werden diese langen Peitschen vortrefflich zum Fangen sich eignen. Der Kanal, der in der Axe verläuft, dient nur zur Ernährung der Peitsche. Wenn sich am Ende derselben eine Oeffnung findet, so wird diese wol denselben Zweck haben, wie die Oeffnung in den Nesselkolben. —

Zum Schluss wollen wir noch erwähnen, dass bei keiner Rhizostome etwas den Bruttaschen der Aurelien Analoges sich findet. Während die Eier bei *Aurelia* in die Arme gelangen, in welchen Aussackungen entstehen und die Eier aufnehmen, und bis zum Gastrulastadium beherbergen, scheinen bei den Rhizostomen die einzelnen Trichterkrausen als Bruttaschen zu fungiren, doch fehlen noch nähere Beobachtungen hierüber.

Kurze Angabe der Resultate.

Wir wollen nun in wenig Worten die gefundenen Resultate zusammenfassen.

Dieselben betreffen erstens das Gefässsystem der Arme, zweitens den Bau derselben, drittens den Bau und die Entwicklung der Anhangsorgane, und viertens die physiologische Bedeutung derselben.

Was das Gefässsystem anlangt, so findet sich im Oberarm bei sämtlichen Rhizostomen nur ein Gefäss, das Hauptgefäss. Dasselbe giebt an der Basis des Unterarmes die Nebengefässe ab, und setzt sich selbst in der Axe des Unterarmes fort (*Pilemidæ*),

oder es zerfällt selbst in die Nebengefäße, welche also directe Fortsetzungen des Hauptgefäßes sind.

Ist der Unterarm gabelteilig, so finden sich zwei Nebengefäße; ist er dreikantig pyramidal, so findet man drei parallel verlaufende Nebengefäße. Im Allgemeinen gilt der Satz: Jede Krausenreihe besitzt ein Nebengefäß. —

Was dann die Arme selbst anlangt, so ist zu bemerken, dass ihre Abaxial-Seite mit ectodermalen Epithelmuskelzellen besetzt ist; der Verlauf der Fibrillen ist parallel der Armaxe.

Es wurde dann weiter die Unhaltbarkeit der Saugöffnungen-Theorie gezeigt, und statt der Saugkrausen der Name Trichterkrausen eingeführt. Die dieselben besetzenden Digitellen wurden als ectodermale Bildungen erkannt und die Entstehung der Anhangsorgane aus Trichterkrausen verfolgt. Wir theilten diese Anhangsorgane in zwei Gruppen ein, je nach der Verwachsung der Krausen. Die erste Gruppe, bei der die Organe durch Ringverwachsung entstanden, umfasst die Nesselkolben. Die zweite Gruppe, in welche die durch Längsverwachsung entstandenen Organe gehören, umfasst die Nesselpeitschen. Nach der Kenntnis des histologischen Baues wurde dann die Frage entschieden, welchen Nutzen diese Organe bringen, und gefunden, dass sie als Waffen bei dem Fang der Beute dienen.

Nach dem Niederschreiben dieser Zeilen finde ich im Zoologischen Anzeiger vom 21. Februar 1881 eine Mitteilung von Prof. C. Claus in Wien, in welcher derselbe zu teilweise anderen Ergebnissen gelangt ist wie ich.

Ehe ich jedoch hierauf eingehe, sei bemerkt, dass ich den Ton, den Prof. C. Claus in seiner Mitteilung einzuschlagen für nötig befunden hat, nicht beibehalten will. Wenn er von „unbegreiflicher Misdeutung“ spricht oder Sätze ausspricht wie: „Man sieht wieder, zu welchen Irrungen die Phantasie beim Mangel einer tatsächlichen Basis verleiten kann“ oder von Sachen, „die wieder nur der Theorie zu lieb erschlossen“ seien, „von durch nichts erwiesenen falschen Annahmen“, so ist es sehr schwer nicht mit gleicher Münze zu zalen, zumal diese Ausdrücke jedes Grundes und Anhaltes entbehren!

Wenn sich C. Claus zunächst gegen die Einteilung Haeckels im System der Medusen wendet, sowie dieselbe auch in der vorliegenden Arbeit benutzt ist, so ist das wenig Stichhaltige seiner

Polemik für jeden Kundigen auf der Hand liegend, so dass eine Erwiderung kaum nötig ist.

Er will unter Rhizostomeae die den Semostomen gegenüber stehende Abteilung der wurzelmündigen Acalephen begriffen wissen und die Bezeichnung Rhizostomidae für die Familie und die Gattungsbezeichnung Rhizostoma aufrecht erhalten wissen. Es ist also mit anderen Worten das alte System von Louis Agassiz, welches Claus beibehalten will. Nachdem aber die Unhaltbarkeit desselben von Haeckel nachgewiesen worden ist, erscheint eine Beibehaltung desselben als unmöglich.

Ob die Haeckel'sche Nomenclatur oder die Agassiz-Claus'sche einfacher ist, überlassen wir denen, welche one Voreingenommenheit dieselbe prüfen. C. Claus glaubt dann einige Irrtümer Prof. Haeckels nachweisen zu können, die auch in der vorliegenden Arbeit nach Claus begangen sind. Er glaubt sie auf die irrige Annahme zurückführen zu können, nach welcher die Digitellen als „entodermale Buccal- oder Brachialfilamente“ morphologisch hervorgegangen sein sollten aus den Taeniolen des Scyphostoma. Dass in einem Werke, welches Tausende von neuen Tatsachen und Gedanken bringt, nicht Alles richtig und one Fehl sein kann, ist selbstverständlich, sagt doch der Verfasser des Systems der Medusen selbst, indem er darauf hinweist, dass die Arbeiten seiner Vorgänger „reich an Irrtümern“, viele „voll von Fehlern seien“: „Auch mein System der Medusen wird in dieser Beziehung allen seinen Vorgängern gleichen.“

Was aber diese „Brachialfilamente“ anlangt, so ist zu bemerken, dass Prof. Haeckel an verschiedenen Stellen hervorhebt, dass diese Bildungen einer genaueren Untersuchung bedürfen, und dass dieselben zu untersuchen seien auf ihren ectodermalen oder entodermalen Ursprung hin; indem er diese Untersuchung mir übertrug, entstand eben diese Arbeit.

Hieraus sieht man, wie Prof. Haeckel diese Frage für eine offene und noch unentschiedene hielt!

Einen zweiten Punkt betrifft die Polemik gegen die Ansicht der Entstehung der Velarlappen der Rhizostomen durch Intercalation. Letztere ist aber von C. Claus selbst bei Sthenoniden und Aureliden beobachtet. Sie unterscheidet sich von der Lappenvermehrung durch Fission (wobei aus den sechzehn ursprünglichen Ephyralappen die Velarlappen entstehen) dadurch, dass zwischen die sechzehn Ephyralappen neu gebildete Velarlappen eingeschaltet werden.

Da wir (und wol auch Claus!) eine nahe Verwandtschaft der Aureliden mit den Rhizostomen annehmen, so wäre die Annahme gerechtfertigt gewesen, dass bei den Rhizostomen sich die Velarlappen auch durch Intercalation anlegen möchten. Vergleicht man nun aber die Stelle in E. Haeckels S. d. M. p. 461 u. 540, so ist von einer Annahme kaum die Rede, es steht wörtlich folgendes da: „Diese besondere Form des Wachstums (Intercalation) findet sich bei zwei Subfamilien der Ulmariden, bei den Sthenoniden und Aureliden, und ausserdem wahrscheinlich bei vielen (oder sämtlichen?) Rhizostomen.“

Also wolgemerkt, es heisst nur „wahrscheinlich“. Und mit welchen Worten entgegnet hierauf C. Claus?! Er sagt: „Somit (nämlich nach seinen Beobachtungen) erweist sich die übrigens schon an und für sich unwahrscheinliche (!) und durch nichts begründete (!) Annahme E. Haeckels . . . als dem waren Sachverhalt gerade entgegengesetzt.“ Könnte denn überhaupt hier eine Annahme besser begründet sein? —

Noch bemerke ich, dass C. Claus nur Larven von *Pilema pulmo* untersuchte! Von diesen Larven einer einzigen Art schliesst er, dass diese Wachstumsverhältnisse, wie er sie nämlich beobachtet hat, bei allen Rhizostomen dieselben seien! C. Claus rügt sonst so gern bei anderen Forschern voreilige Schlüsse, ist jedoch selbst weit entfernt, solche zu vermeiden. Was für das Wachstum der Velarlappen bei *Pilema* gelten mag, gilt vielleicht für die *Pilemiden*, hingegen noch lange nicht für *Toreumiden*, *Vesuriden* und *Crambessiden*. Ueber das Wachstum der Velarlappen bei diesen Familien haben noch die Untersuchungen zu entscheiden.

Der dritte streitige Punkt betrifft die Entstehung der Scapuletten oder Schulterkrausen, wie E. Haeckel diese Bildungen genannt hat. Nach ihm sind dieselben die obersten abgeschnürten Lappen der Dorsalkrausen. Dieser Erklärung habe ich (siehe oben) mich angeschlossen und zwar hauptsächlich auf den gleichen Bau der Trichterkrausen und Digitellen hin mit denen der Krausenreihen.

C. Claus will nun die Entstehung der Schulterkrausen an Larven beobachtet haben und giebt eine Schilderung, welche an Unwahrscheinlichkeit, in Vergleich mit unseren jetzigen Ansichten über die Entstehung der Organe bei den Medusen, nicht übertroffen werden kann. Sollte sich die Bildung der Scapuletten in Wahrheit so vollziehen, wie es C. Claus angiebt, und sollte er sich nicht getäuscht haben, so ständen wir vor einer Tatsache,

für die uns jetzt jede Erklärung fehlt. Es sollen nach ihm sich diese Organe parweise in den Adradien und Interradien anlegen und während des Wachstumes wandern, so dass später ihre verticalen Radialebenen mit denjenigen der beiden dorsalen Krausenreihen zusammenfallen!

Die Forscher auf diesem Gebiete werden es für selbstverständlich erachten, wenn die Beobachtungen des Herrn Claus so lange für noch nicht genügend beglaubigt gehalten werden, als bis von anderer unparteiischer Seite her dieselben bestätigt sind. —

Tafelerklärung.

Taf. IX.

Fig. 1. Trichterkrause weit geöffnet, von *Cotylorhiza tuberculata*. vergr.

Fig. 2. Trichterkrause von *Mastigias Papua*. vergr.

Fig. 3. Stück eines Armes von *Thysanostoma*. Man sieht zwei Kanäle, von welchen aus in die Trichterkрасen Kanäle abgegeben werden. Der dritte Kanal ist nicht zu sehen.

Fig. 4. *Crambessa Tagi*. Unterarm eines jungen Tieres. *hg* Hauptgefäß. *ng* Nebengefäß.

Fig. 5. *Crambessa Tagi*. Arm eines sehr jungen Tieres. Derselbe ist am Distalende in zwei Lappen zerfallen. Es findet sich nur das Hauptgefäß (*Haplorhizastadium*). wenig vergr.

Fig. 6. *Aurosa furcata*. Der doppelt gespaltene Arm, aus welchem die der *Rhizostomen* abzuleiten sind (nach E. Haeckel).

Fig. 7. *Polyrhiza vesiculosa*. Man sieht die noch nicht verwachsenen Ränder der Arme. wenig vergr.

Fig. 8. Ectodermepithel von *Cotylorhiza tuberculata*. Zeiss F. 2.

Fig. 9. Gallerte von *Cotylorhiza tuberculata*. Zeiss F. 2.

Fig. 10 bis Fig. 12. *Stomolophus fritillaria*. 10. Distalende des Armes, 11. Querschnitt in *ab* durch denselben. 12. Querschnitt durch ein Scapulett. *ca* Gefäß. Die Ränder der Arme sind noch nicht verwachsen.

Taf. X.

Fig. 13. Digitelle von *Pilema pulmo*. *g* Gallertaxe. *ec* Ectoderm. Der Kopf ist dicht mit Nesselkapseln besetzt. Daneben verschiedene Formen derselben. Zeiss F. 2.

Fig. 14a. Digitelle von *Crambessa Tagi*. Das Epithel ist entfernt, um die Muskelfibrillen zu zeigen; darunter liegt die Gallertaxe. Zeiss F. 2. 14b. Nesselkapseln von *Crambessa Tagi*.

Fig. 15. *Aurelia aurita*. Stück des Armrandes, um den ectodermalen Ursprung der Digitellen zu zeigen. *en* Entoderm. vergr.

Fig. 16. Aelteres Exemplar. *ec* Ectoderm. *en* Entoderm.

Fig. 17. Nesselpapille vergrößert von *Pelagia perla*. Zeiss D. 1.

Fig. 18. Armrand von *Pelagia perla*. Es finden sich nur auf der ectodermalen Seite die Nesselpapillen, aber noch keine Digitellen. Zeiss A. 2.

Fig. 19. Arm von *Cotylorhiza tuberculata* mit den grösseren und kleineren Nesselkolben. nat. Grösse.

Fig. 20. Trichterkrause von *Cotylorhiza tuberculata* in geschlossenem Zustande.

Fig. 21. Von derselben Art eine vielfach gelappte Krause (nach einem Canadabalsampräparat).

Fig. 22. Drüsenzellen von derselben Art. *n* Kern.

Fig. 23. Einzelne Zellen, in Teilung begriffene. *n* Kern. Zeiss F. 4 u. 2.

Fig. 34. Nesselkolben von *Versura*. Von der Seite und von oben.

Fig. 35. Nesselkolben von *Cotylorhiza*. Nach einer nach dem Leben gemalten Skizze von Herrn Prof. Haeckel.

Taf. XI.

Fig. 24. Zwei Nesselkolben von *Cotylorhiza*. nat. Grösse.

Fig. 25. Ein Nesselkolben stark vergrößert. *c* capitulum. *ca* Gefäss. vergr.

Fig. 26. Ein Capitulum von oben. stark vergr.

Fig. 27. Ein Capitulum von der Seite.

Fig. 28. Ein Capitulum mit theilweise entfernten Nesselzellen. Darunter sieht man das Epithel.

Fig. 29. Nesselkolben von *Cephea conifera*. vergr.

Fig. 30. Desgleichen. *ca* Canal.

Fig. 31. Modificirte Trichterkrause von *Pilema clavigera*. *ca* Kanal. *di* Digitellen. vergr.

Fig. 32. Oberes Ende einer Nesselpeitsche von *Lychnorhiza*.

Fig. 33. Querschnitt durch dieselbe. Die Ränder sind noch nicht verlötet. *ca* Kanal. *v* Verlötungspunkt.

Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere.

Von

Dr. Oscar Hertwig.

(Hierzu Taf. XII—XV).

In der kürzlich von meinem Bruder und mir herausgegebenen Schrift: „Die Coelomtheorie“ hatte ich die Auffassung durchzuführen gesucht, dass das mittlere Keimblatt sich bei den cranioten Wirbelthieren in ähnlicher Weise wie bei den Chaetognathen, den Brachiopoden und bei dem *Amphioxus lanceolatus* entwickele, indem es von dem Epithel des Urdarms durch Einfaltung erzeugt werde. Eine nähere Begründung dieses Satzes durch eine Reihe umfassender Beobachtungen hatte ich in Aussicht gestellt. Schon seit längerer Zeit war es mein Plan gewesen, im Hinblick auf die Coelomtheorie die Entwicklung des mittleren Keimblattes in der ganzen Reihe der Wirbelthiere zu verfolgen, um auf dem Wege der Vergleichung festen Boden auf einem Gebiete zu gewinnen, welches in der ganzen embryologischen Literatur zu den widerspruchreichsten gehört. Zu dem Zwecke hatte ich mir sowohl von verschiedenen holoblastischen als auch von meroblastischen Eiern Serien von Entwicklungsstadien zur Untersuchung vorbereitet. Als Vertreter des holoblastischen Typus wurden verschieden weit entwickelte Eier von *Petromyzon fluviatilis*, von *Triton taeniatus* und *Rana temporaria* in Schnittserien zerlegt; als Vertreter des meroblastischen Typus wurden die Eier von *Trutta fario* gewählt.

Den günstigsten Verlauf nahm meine Untersuchung bei den Amphibien und ganz besonders bei Triton taeniatus, einem Objecte, an welchem schon Scott und Osborn vor einem Jahre so werthvolle Resultate erhalten haben. In der Coelomtheorie haben daher auch die an den Eiern von Triton gemachten Beobachtungen meiner Ansicht von der Entwicklung des Mesoblasts der Wirbelthiere zur Grundlage gedient ¹⁾.

Seitdem hat durch die Uebernahme eines neuen Lehramtes meine Arbeitszeit für wissenschaftliche Forschung vorläufig eine erhebliche Einschränkung erfahren, so dass ich nicht bestimmen kann, in wie weit es mir in der nächsten Zeit möglich sein wird, die geplante Untersuchung in ihrem vollen Umfange durchzuführen. Desshalb sehe ich mich veranlasst, den Theil, welcher schon abgeschlossen vor mir liegt und welcher über die holoblastischen Eier der Amphibien handelt, für sich zu veröffentlichen; hoffentlich wird ihm in nicht allzulanger Zeit der zweite Theil, der dann die meroblastischen Eier zum Gegenstand hätte, nachfolgen.

¹⁾ Oscar Hertwig und Richard Hertwig, Die Coelomtheorie etc. 1881. pag. 54—60.

Oscar Hertwig, Ueber die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft f. Medicin und Naturwissenschaft. Jahrg. 1880. Sitzung vom 5. November.

I. Theil. Die holoblastischen Eier.

Das mittlere Keimblatt der Amphibien.

a. Triton taeniatus.

Unter den von mir untersuchten Objecten ist Triton taeniatus ohne Frage zum Studium der Keimblattbildung am meisten geeignet. Verschiedene günstige Bedingungen vereinigen sich, welche in Zukunft gewiss dieses Thier zu einem Lieblingsobjekte der Embryologen machen werden. Von Mai bis Ende Juli sind seine Eier leicht in beliebiger Zahl zu erlangen, sie sind bei geeigneter Behandlung gut zu conserviren und aus den schützenden Hüllen zu befreien. Die Entwicklung der Gastrula, des Mesoblasts, der Chorda, der Urwirbel etc. ist hier noch nicht durch die Ansammlung von Dottermaterial wie bei den Eiern der Anuren beeinflusst und vollzieht sich in einer mehr ursprünglichen Weise, wie dies schon aus den schönen Untersuchungen von Scott und Osborn zu ersehen ist. Alles in Allem verdient Triton den Vorzug vor den Anuren, welchen die Embryologen bisher fast ausschliesslich ihre Aufmerksamkeit geschenkt haben und über welche eine ziemlich umfangreiche Literatur vorhanden ist, während über die Urodelen bis jetzt nur Bambeke¹⁾, Scott und Osborn²⁾ Untersuchungen publicirt haben.

Um von den Tritonen eine Serie von Entwicklungsstadien zu erhalten, kann man zwei verschiedene Verfahren einschlagen.

¹⁾ Bambeke Ch. van. Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Archives de Biologie Bd. I. p. 305—380.

Derselbe, Formation des feuillets embryonnaires et de la notocorde chez les urodèles. Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2^{me} série. tome L. n^o 8. 1880.

²⁾ W. B. Scott and H. F. Osborn. On some points in the early development of the common newt. Studies from the morphological laboratory in the university of Cambridge. 1880 p. 34—61. Tafel IV u. V. Derselbe Aufsatz ist auch erschienen in: Quarterly journal of microscopical science. Vol. XIX. 1879. p. 449—475.

Entweder man sammelt — und so scheinen bisher alle Autoren verfahren zu haben — die Eier, welche von den Weibchen kurze Zeit nach ihrer Gefangennahme einzeln an Wasserpflanzen abgesetzt werden. Man hat hier mit dem Nachtheil zu kämpfen, dass man das Alter der Eier gewöhnlich nicht bestimmen kann, und dass man nach den äusseren Veränderungen der Oberfläche eine Entwicklungsserie sich herstellen muss. Auch hat man Sorge zu tragen, aus den Gläsern die Eier möglichst bald nach der Ablage zu entfernen, da sie sonst von den gefrässigen Tritonen selbst wieder verzehrt werden. Es verdient daher entschieden die andere Methode den Vorzug, Tritoneier auf künstlichem Wege zu befruchten und von Zeit zu Zeit einen Theil derselben einzulegen, deren Alter man dann auf Stunde und Minute genau zu bestimmen in der Lage ist. Man kann so Serien mit beliebig grossen Intervallen herstellen, was für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ein grosser Vorthail ist.

Während bei den Anuren die künstliche Befruchtung sich leicht vornehmen lässt und seit den Zeiten Spallanzani's schon vielfach geübt worden ist, stösst sie bei den Tritonen auf Schwierigkeiten und scheint noch nicht mit Erfolg ausgeführt worden zu sein. Dies rührt daher, dass bei den Anuren eine äussere, bei den Tritonen eine innere Begattung stattfindet, dass dort die Eier im Wasser, hier im Endabschnitt der Ausführwege kurze Zeit vor ihrem Austritt befruchtet werden, dass dort die Spermatozoen im Wasser lange Zeit ihre Lebensfähigkeit behalten, hier sehr rasch verlieren, ehe sie noch die Hülle der Eier durchdringen und die Befruchtung bewirken können. So blieb mir denn auch bei den Tritonen stets der Erfolg aus, der bei den Anuren ausnahmslos eintritt, wenn man die reifen Eier im Wasser mit dem Sperma vermischt. Da das Misslingen offenbar dadurch verursacht wird, dass im Wasser die Spermatozoen absterben, weil sie auf die Flüssigkeit in den Oviducten angepasst sind, so veränderte ich das Menstruum und ersetzte es durch eine an Salzen und Colloidstoffen reichere Flüssigkeit. In der That blieben nun auch die Spermatozoen sowohl in einprocentiger Kochsalzlösung als auch in Serum aus der Bauchhöhle der Tritonen und in verdünntem Humor aqueus eines beliebigen Wirbelthieres längere Zeit beweglich und behielten ihre Fähigkeit zu befruchten. Nach Feststellung dieser Thatsache nahm ich die künstliche Befruchtung in folgender Weise vor.

Eine grössere Anzahl frisch eingefangener männlicher und

weiblicher Tritonen werden getödtet; die Oviducte und die Vasa deferentia werden frei präparirt. Die beiden Oviducte eines Weibchens bergen gewöhnlich 10 reife, von Gallerthüllen umgebene, aber noch unbefruchtete Eier; sie werden in ein Uhrsälchen übertragen und in kleine Stücke zerschnitten, aus welchen die Eier gewöhnlich durch Contraction der Eileiterwandung von selbst herausgepresst, anderen Falles vorsichtig mit Nadeln herausgezogen werden. Man befeuchtet die Eier mit einigen Tropfen einer der oben genannten Flüssigkeiten und bringt sie, wenn man 20—30 Stück in einem Uhrsälchen gesammelt hat, mit dem Sperma in Berührung. Von einem Männchen wird das von Mai bis Juli mit Samen angefüllte Vas deferens freigelegt und auf dem Uhrsälchen in kleine Stücke zerschnitten, aus welchen man die Milch über den Eiern ausfliessen lässt. Man muss dafür sorgen, dass die Samenflüssigkeit überall hindringt, sei es durch öfteres Schütteln des Uhrsälchens oder noch besser dadurch, dass man mit einem in eine capillare Spitze ausgezogenen Glasröhrchen die Milch aufsaugt und tropfenweise über die einzelnen Eier wieder entleert. Darauf bleiben die Uhrsälchen etwa eine halbe Stunde in einer feuchten Kammer stehen und werden zuletzt in eine Schale mit Wasser gesetzt, in welcher nun die weitere Entwicklung ungestört von Statten geht. In wenigen Stunden kann man auf diese Weise in verschiedenen Uhrsälchen an hundert Eier befruchten, die sich nahezu gleichzeitig entwickeln. Nur bei einem sehr geringen Bruchtheile war in meinen Versuchen keine Befruchtung erfolgt und blieb die Entwicklung aus. So habe ich mir verschiedene Entwicklungsreihen hergestellt und kann für jedes einzelne Stadium genau die Stunden angeben, welche seit der Vornahme der Befruchtung verflossen sind.

Scott und Osborn klagen, dass die Conservirung und Präparation der Eier auf Schwierigkeiten stösst. Es sind nämlich die Eier von verschiedenen Hüllen umgeben, welche dem Eindringen der Reagentien einen Widerstand entgegensetzen. Zunächst auf dem Dotter liegt eine ziemlich dünne Dotterhaut, welche leicht einreisst, und auf diese folgen noch Gallerthüllen, welche in einander übergehen und von welchen die innerste die dünnste, aber zugleich die festeste ist. Eine sehr genaue Beschreibung derselben, auf welche hiermit verwiesen wird, hat kürzlich Bambeke gegeben. Die innere feste Gallerthülle schliesst sich nicht unmittelbar an die Dotterhaut an, sondern bleibt von ihr durch einen mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllten Zwischen-

raum getrennt, der bei den einzelnen Eiern in seiner Grösse variiert. Um nun die Embryonen gut zu conserviren, haben Scott und Osborn dieselben in frischem Zustand aus den Gallerthüllen mit feinen Scheeren und Nadeln herauspräparirt und dann erst in Kleinenberg's Picrinschwefelsäure erhärtet. Das ist allerdings eine sehr zeitraubende und mühsame Arbeit, welche oft zu einer Verletzung des Eies führt. Ich habe mir die Conservirung vereinfacht, indem ich die Eier mit ihren Hüllen in ein leicht eindringendes Reagens brachte. Als ein solches betrachte ich ein Gemisch von 2^o/_o Essigsäure und 0,5^o/_o Chromsäure. Die zweiprocentige Essigsäure macht die Hüllen etwas quellen und tödtet die Zellen rasch ab, worauf sie durch die 0,5^o/_o Chromsäure noch mehr erhärtet werden. In 10 Stunden ist die Härtung so weit vorgeschritten, dass die Eier aus der Umhüllung leicht und ohne Schaden zu leiden herausgelöst werden können. Mit einer Scheere schneidet man ein Stück von den Gallerthüllen ab, so dass der Raum, in welchem das Ei liegt, geöffnet wird, und lässt dasselbe aus der Oeffnung austreten, wobei man mit Nadeln nachhilft. Dann werden die Eier nach einander in 70^o/_o, 80^o/_o, 90^o/_o Alcohol übertragen, damit sie von der überschüssigen Chromsäure befreit und noch weiter gehärtet werden. Sie bleiben bei dieser Procedur nicht allein in ihrer Form vollständig unverändert erhalten, sondern lassen auch manche Structurverhältnisse ihrer Oberfläche noch deutlicher als in frischem Zustande wahrnehmen. Ferner färben sie sich in der alcoholischen Boraxlösung von Grenacher auf das vortrefflichste.

Um die Darstellung übersichtlicher zu machen, will ich in der Entwicklung der Keimblätter 4 verschiedene Perioden unterscheiden. Von diesen umfasst die erste Periode die Umbildung der Blastula in die Gastrula, die zweite Periode macht uns mit dem ersten Auftreten des mittleren Keimblattes bekannt, in der dritten Periode entwickelt sich die Chorda dorsalis und löst sich das mittlere Keimblatt von seinem Mutterboden ab, in der vierten Periode endlich differenziren sich die Ursegmente zu beiden Seiten der Chorda.

Erste Periode.

Die Darstellung der ersten Periode hat von der Beschaffenheit der Blastula auszugehen. An derselben sind der animale und der vegetative Pol nicht minder deutlich als an der Blastula des

Froscheies zu unterscheiden, da der erstere etwas bräunlich pigmentirt ist und aus kleineren Zellen besteht, der letztere dagegen pigmentlos, grosszellig und wegen der an ihm stattfindenden massigen Anhäufung der Zellen und seiner grösseren Schwere stets nach abwärts gekehrt ist. Wenn man daher das Ei dreht, so wendet es sich sofort in seine ursprüngliche Lage wieder zurück. Die Furchungshöhle (Taf. XIII Fig. 1 *F'*) ist wie beim Froschei von ansehnlicher Grösse und mit einer eiweissreichen, körnig gerinnenden Flüssigkeit erfüllt. Nach Scott und Osborn soll ihre Wandung nach dem animalen Pole zu nur von einer einfachen Zellenlage gebildet sein und hierin mit der Blastula von Amphioxus und den Cyclostomen übereinstimmen, dagegen von der Blastula des Frosches abweichen, deren Decke zwei bis drei Zellenlagen enthält. Diese Angaben kann ich nicht bestätigen und finde ebenso wie Bambeke keine wesentliche Abweichung vom Froschei. Am animalen Pole besteht die Wandung (Taf. XIII Fig. 1) aus zwei bis drei Lagen kleiner, unregelmässig cubischer Zellen, nach dem vegetativen Pole zu wird sie zunächst 3—4 Lagen dick und geht dann in eine Zellenmasse (*D*) über, welche hügelartig in die Furchungshöhle hineinragt und sie zum Theil ausfüllt. Die ihr angehörenden Zellen sind grosse, verschieden geformte Körper, welche nach der Eiperipherie zu polygonal und fest an einander gefügt sind, nach innen zu lockerer zusammengehäuft kleine Zwischenräume zwischen sich frei lassen und daher auch mehr kugelige und ovale Formen annehmen. Obwohl alle Zellen der Blastula gleichmässig mit kleinen Dotterplättchen erfüllt sind, wollen wir doch dem Beispiel der übrigen Autoren folgend nur die grossen zu einer Masse angehäuften Elemente am vegetativen Pole als Dotterzellen bezeichnen.

Die Gastrulation erfolgt am zweiten Tage nach der Befruchtung. In einem Falle begann sie bei einer Wassertemperatur von 15 Grad C. nach 46 Stunden, in einem anderen Falle, in welchem die Wassertemperatur auf 20 Grad gestiegen war, trat sie schon in der 30sten Stunde ein.

Die bei der Gastrulation schon äusserlich wahrnehmbaren Veränderungen ergeben drei verschiedene Bilder (Taf. XII Fig. 1—3). Zuerst entsteht an der nach abwärts gekehrten Fläche der Blastula (Fig. 1) in einiger Entfernung vom vegetativen Pole, als erstes Anzeichen der beginnenden Einstülpung, eine kleine Grube (*u*). Um dieselbe schon am lebenden Objecte zu erkennen, muss man die Eier im Wasser umwenden und rasch untersuchen, ehe sie in

ihre alte Lage zurückrotirt sind. Auf einem weiteren Stadium (Fig. 2) — etwa 4—6 Stunden später — ist seitlich vom vegetativen Pole der Kugel eine hufeisenförmig gekrümmte Rinne (*u*) zu bemerken, welche den spaltförmig gewordenen Gastrulamund darstellt. Schon an Embryonen dieses frühen Alters kann man sich vollständig über die verschiedenen Hauptebenen und Axen des zukünftigen Thieres orientiren. Der Gastrulamund bezeichnet das spätere hintere Ende, seine Convexität ist dem Rücken, die Concavität der Bauchseite zugekehrt, an welcher die Dottermasse angehäuft ist; linke und rechte Seite ergeben sich hieraus von selbst¹⁾. Auf dem dritten Stadium haben sich die beiden Schenkel des Hufeisens ventralwärts genähert; die hufeisenförmige Rinne ist daher jetzt in eine kreisförmige übergegangen (Taf. XII Fig. 3*u*). Das sich immer mehr verkleinernde, von der Rinne umgrenzte Feld (*d*) besteht aus Dottermasse, welche auf diesem Stadium der Einstülpung allein noch nicht umwachsen und von aussen daher noch zu sehen ist; es ist der sogenannte Rusconi'sche Dotterpfropf, welcher den Zugang zur Gastrulahöhle bis auf einen kleinen dorsal gelegenen Spalt vollkommen ausfüllt.

Durchschnitte lehren, dass die Einstülpung an einer Stelle beginnt, an welcher der verdünnte Theil der Blastula-Wandung in die Masse der Dotterzellen übergeht (Taf. XIII, Fig. 1—4). Dadurch wird die Gastrula, was eine Eigenschaft aller Wirbelthiere mit Ausnahme des Amphioxus ist, bilateral symmetrisch, indem die Dottermasse ventralwärts zu liegen kommt und dorsale Seite und ventrale Seite von Anfang an einen verschiedenen Character erhalten. Wie Balfour, Scott und Osborn ganz richtig hervorgehoben haben, ist die so früh hervortretende bilaterale Symmetrie der Gastrula auf die Ansammlung des Dottermateriales zurückzuführen.

Den genaueren Vorgang der Gastrulabildung veranschaulichen uns die Figuren 2—4 (Taf. XIII), welche Serien von Sagittalschnitten durch drei verschiedene Stadien entnommen sind. In Figur 2 ist der Urdarm (*dh*) noch sehr klein, dorsoventral stark comprimirt, und lässt noch neben sich in grosser Ausdehnung die Furchungs-

¹⁾ Die Schnitte, welche man durch das Ei hindurchlegen kann, wollen wir als Sagittal- oder Längsschnitte, als Querschnitte und als Frontalschnitte bezeichnen. Die Längsschnitte verlaufen parallel der Medianebene; die Querschnitte treffen die letztere rechtwinklig, die Frontalschnitte gehen der Bauch- und Rückenfläche parallel.

höhle (*F*) bestehen, welche den vorderen oder den Kopftheil des Eies einnimmt. Die Wandung der Gastrula ist dorsal am dünnsten und setzt sich hier aus zwei Blättern, dem Ektoblast (*Ek*) und dem Entoblast (*En*), zusammen, welche durch einen sehr schmalen Spalt von einander getrennt sind. Die Stelle, wo beide Blätter in einander umbiegen, begrenzt die oben beschriebene hufeisenförmige Rinne und soll als dorsale Urmundlippe (*ld*) bezeichnet werden. Von den beiden primären Keimblättern besteht der Ektoblast aus 2—3, der dickere Entoblast aus 3—4 Zellenlagen. Ventral ist die Gastrulahöhle nur von der Dotterzellenmasse (*D*) begrenzt, an welcher wir jetzt drei Flächen zu unterscheiden haben: eine gastrale, eine zweite der Eioberfläche und eine dritte der Furchungshöhle zugewandte; an jeder treffen wir eine andere Zellenform an. Nach der Furchungshöhle zu schliessen die Zellen locker zusammen und sind theils kugelig, theils oval; nach dem Urdarm sowohl als nach aussen sind sie fest zusammengefügt und gewinnen dort eine langgestreckt cylindrische, hier mehr eine unregelmässig polygonale Form.

Die Zellschicht, welche die Furchungshöhle nach aussen begrenzt und früher die animale Seite der Blastula bildete, hat eine Veränderung erfahren. Während sie auf dem vorhergehenden Stadium drei Zellen dick war, beginnt sie sich mit dem Eintritt der Gastrulation allmählich vom ursprünglich animalen Pol oder dem zukünftigen vorderen Ende des Embryo aus zu verdünnen. An einem kleinen Theil der Oberfläche finden wir auf dem Durchschnitte nur zwei Lagen von Zellen, welche, unregelmässig gestaltet, meist eine breitere und eine schmalere Endfläche besitzen und mit denselben alternierend keilförmig in einander gefügt sind (Fig. 2).

Auf einem weiteren Entwicklungsstadium (Figur 3) hat sich der noch immer spaltförmige Urdarm (*dh*) mehr nach vorn auf Kosten der sich verkleinernden Furchungshöhle (*F*) ausgedehnt. Die dorsale Wand hat sich in der Mittellinie verdünnt, da die Entoblastzellen gegen früher kleiner geworden und nur noch in zwei bis drei Lagen angeordnet sind. Am meisten hat sich in Lage und Form die Dotterzellenmasse *D* verändert, welche weit mehr in das Innere des Eies aufgenommen worden ist. Ihre in Figur 2 nach aussen gekehrte Fläche hat sich dadurch, dass ein weiterer Theil zur Begrenzung des Urdarms mit eingestülpt worden ist, erheblich verkleinert. Die Furchungshöhle (*F*) ist enger geworden; denn es hat sich nun auch die zwischen den Zeichen * — o gelegene Strecke der eingestülpten Dottermasse dem Ektoblast an-

geschmiegt. Die Masse der Dotterzellen selbst hat sich bei diesen Lageveränderungen in zwei durch eine tiefe Furche getrennte hügelige Parteen gesondert, in eine grössere am Urmund und eine kleinere mehr nach vorn gelagerte. Der Ektoblast hat sich jetzt, soweit als noch die Furchungshöhle erhalten ist, zu einer einfachen Zellschicht verdünnt. Die Zellen sind nicht mehr unregelmässig geformt und alternirend in einander gekeilt, sondern stellen ein Epithel regelmässiger hoher Cylinderzellen dar. Nach dem Urmund zu ist der Ektoblast noch zweischichtig.

Erst mit dem Schwund der Furchungshöhle können wir die Gastrulabildung als abgeschlossen erklären. Es ist dies Ziel erreicht, wenn der Urmund kreisförmig geworden und der Dotterpfropf allseitig scharf umschrieben ist (Taf. XII, Fig. 3). Bei einer derartigen Grenzbestimmung erfordert die Gastrulation zu ihrer Vollendung bei einer Wassertemperatur von $15-20^{\circ}$ R. etwa 10—14 Stunden. Der sagittale Durchschnitt (Taf. XIII, Fig. 4) zeigt uns jetzt die Gastrula in ganzer Ausdehnung zweiblättrig, ohne dass indessen überall Ektoblast und Entoblast gleichmässig fest an einander schliessen. Die in zwei hügelige Parteen gesonderte Dottermasse ist in das Innere des Eies vollständig aufgenommen worden und lässt so nur noch zwei Flächen unterscheiden, eine den Urdarm begrenzende und eine dem Ektoblast zugekehrte. Eine kleine Partie schiebt sich in den Urmund (*u*) hinein, ihn als Dotterpfropf (*d*) verstopfend. Der Urdarm beginnt daselbst als ein enger Spalt (*dh'*), weitet sich aber im Kopftheil des Eies zu einer geräumigen Höhle (*dh^2*) aus. Der Ektoblast (*Ek*) ist mit Vollendung der Gastrulabildung in ganzer Ausdehnung in eine einzige Schicht gleichmässig hoher, fest an einander schliessender Cylinderzellen umgebildet. Der Entoblast dagegen besitzt verschiedenartige Zellenformen und eine nach den einzelnen Regionen wechselnde Dicke. An der Decke des Urdarms ist er verdünnt zu einem einfachen Epithel cylindrischer Zellen (*Enc*), welche einen schmalen, mit der zukünftigen Axe des Embryo zusammenfallenden Streifen formiren. Im Bereich des Streifens ist die Gastrulawand am dünnsten und haften die beiden Keimblätter am festesten an einander. Nach vorn zu werden die Zellen grösser, nehmen mehr eine runde oder ovale Form an, sind in ein oder zwei Lagen locker zusammengefügt und auch dem Ektoblast weniger innig verbunden. Ventralwärts und seitlich dehnt sich die Masse der Dotterzellen aus, die sich durch Theilung nur unerheblich verkleinert haben. Bemerkenswerth ist noch die dorsale Urmundlippe (Taf. XIII,

Fig. 4 (*ld*)), welche durch Ansammlung kleiner, in mehreren Schichten zusammen gedrängter Zellen wulstförmig verdickt ist.

Während Scott und Osborn über die Entwicklung der Gastrula kurz hinweg gehen, bin ich bei der Beschreibung der einzelnen Stadien länger verweilt, um in den Process der Einstülpung einen Einblick zu gewinnen. Aus den angeführten Thatsachen geht nun klar hervor, dass während der Gastrulaentwicklung eine continuirliche und beträchtliche Oberflächenvergrösserung der Zellmembran der Blastula stattfindet. Sie äussert sich in einer doppelten Weise: erstens in einer Vermehrung und flächenartigen Ausbreitung der animalen Zellen; ursprünglich in 3—4 Lagen angeordnet, verdünnen sie sich schliesslich zu einer einfachen Cylinderzellenmembran. Da die Verdünnung am animalen Pole sich zuerst und am meisten bemerkbar macht und von hier nach dem vegetativen Pole fortschreitet, so muss fortwährend eine Verschiebung oder ein Wandern der Zellen vom animalen nach dem vegetativen Pole zu erfolgen. Zweitens äussert sich die Oberflächenvergrösserung auch darin, dass sich die Dotterzellen an Zahl vermehren und weiter ausbreiten. Da nun eine irgendwie erheblichere Volumszunahme der Kugel nicht erfolgt, ihr Radius nahezu derselbe bleibt und höchstens um ein Unbedeutendes wächst, so muss eine Einstülpung und eine Verdoppelung der die Kugeloberfläche bildenden Membran die Folge sein. Bei der Einstülpung bilden die vom animalen Pole sich vorschiebenden kleinen Zellen die Decke der Urdarmhöhle, indem sie um den oberen Lippenrand in das Innere wandern, die Dottermasse dagegen liefert die ventralen und seitlichen Theile des Entoblasts. Sie geräth allmählich vollständig in das Innere des Eies dadurch, dass sie um die mit * bezeichnete Stelle (Taf. XIII, Fig. 1—4) wie um einen festen Punkt rotirt, bis ihre ursprüngliche äussere Fläche (Fig. 1—3 *—†) ganz zur Begrenzung der Urdarmhöhle aufgebraucht worden ist. Bei dieser Art der Einstülpung nähert sich die Umschlagstelle * immer mehr der dorsalen Urmundlippe (*ld*) und ergänzt dieselbe zum kreisförmigen Blastoporus (Taf. XII, Fig. 3). Die Dottermasse wird also gleichfalls bei der Gastrulation vollständig mit invaginirt.

Zweite Periode.

Noch ehe die Gastrula ganz vollendet ist, also noch vor dem Stadium, welches Fig. 4 darstellt, haben sich im Umkreis des Urmundes schon einige Veränderungen abgespielt, die mit der Ent-

stehung des mittleren Keimblattes zusammenhängen. Dieselben habe ich bis jetzt übergangen, um sie erst bei der Beschreibung der zweiten Periode, welche durch die Entstehung des mittleren Keimblattes characterisirt ist, mit zu besprechen.

Auch während der zweiten Periode erleiden die Eier an der äusseren Oberfläche interessante Veränderungen, welche uns zur Bestimmung ihres Alters einen sicheren Maassstab an die Hand geben (Taf. XII, Fig. 4—6). Es bleibt nämlich der Blastoporus (*u*) nur kurze Zeit in seiner runden Form erhalten (Fig. 4); dann wachsen seine Ränder von links und rechts über den Dotterpfropf herüber, bis sie nur noch einen schmalen und tiefen Spalt begrenzen (Fig. 5). Dieser liegt in der Längsaxe des Embryo am aboralen Pol und erhält sich ziemlich unverändert, wodurch es ermöglicht wird, die relative Lage der Organe zum Urmund festzustellen.

Ausser dem Urmundspalt entwickeln sich noch drei weitere Rinnen auf der Oberfläche des Eies. In einiger Entfernung links und rechts von ihm erscheinen zwei kleine halbmondförmige Furchen (*r*), welche sich langsam vergrössern, bis sie ventralwärts unter einander verbunden sind (Taf. XII, Fig. 4 u. 5). Sie umgrenzen von der Seite und von unten das Urmundfeld, welches sich später etwas hügelartig über das Niveau der Eioberfläche emporhebt (Fig. 6). Wichtiger ist die andere Bildung (*t*), welche wie die Primitivrinne der amnioten Wirbelthiere verläuft. Nach vorn vom Urmundspalt (*u*) und in geringer Entfernung von ihm senkt sich die Oberfläche des Eies zu einer kleinen Furche ein, die mit der Längsaxe des Eies zusammenfällt (Taf. XII, Fig. 4—6). Anfänglich kurz (Fig. 4) verlängert sie sich mehr und mehr nach vorn und nimmt schliesslich die ganze Dorsalfläche des Eies ein (Fig. 6). Sie soll als Rückenrinne (*t*) bezeichnet werden. Mit dem gleich gerichteten Urmundspalt fliesst sie weder Anfangs noch auch später zusammen, sondern bleibt von ihm durch einen queren Wall (*w*) getrennt, wodurch deutlich bewiesen ist, dass beide Bildungen in ihrer Genese vollkommen unabhängig von einander sind. Da mit der Verlängerung der Rückenrinne nach vorn auch das Ei in eine mehr ovale Form übergeht, ist auf diesem Stadium die Orientirung über Bauch- und Rückenfläche, über vorn und hinten in hohem Grade erleichtert.

Während dieser äusseren Erscheinungen, die einen Zeitraum von 12—15 Stunden für sich in Anspruch nehmen, gehen im Inneren des Eies die wichtigen Veränderungen vor sich, welche das

mittlere Keimblatt in's Leben rufen und welche der hauptsächlichste Gegenstand der vorliegenden Untersuchung sind. Um in dieselben einen vollständigen Einblick zu erhalten, muss man das Ei in quere, frontale und sagittale Schnitte zerlegen. Dabei hat man mit der Schwierigkeit zu kämpfen, dass aus einer Schnittserie immer nur eine geringe Anzahl von Schnitten vollkommen brauchbar ist, da bei dem grösseren Theil wegen der kugeligen Oberfläche des Eies die Zellschichten nicht genau senkrecht, sondern in höherem oder geringerem Grade schräg durchschnitten werden, was die Deutlichkeit der Bilder beeinträchtigt. Will man von den wichtigen Regionen vollkommene Ansichten erhalten, so muss man entweder mehrere und zwar beim Schneiden verschieden orientirte Eier zerlegen oder man muss während des Schneidens die Schnitterichtung öfters ändern.

Die nächste Umgebung des Blastoporus ist es, in welcher die Entwicklung des mittleren Keimblattes schon vor Ablauf der ersten Periode beginnt. Drei Frontalschnitte (siehe Anmerkung pag. 293), die durch den Blastoporus und seine Umgebung hindurchgelegt worden sind (Taf. XIII, Fig. 9. Taf. XV, Fig. 6 u. 17), geben uns Aufschluss hierüber. Der in Figur 9 abgebildete Frontalschnitt, welcher gewissermassen ein Pendant zu Figur 4, einem Sagittalschnitt, darstellt, hat gerade in der durch die Linie *c — d* (Fig. 4) bezeichneten Richtung den Dotterpfropf (*d*) getroffen, der aus grossen Zellen zusammengesetzt noch aus dem Blastoporus herausragt. Die Urmundlippen, welche denselben so fest einzwängen, dass nicht einmal ein schmaler ringförmiger Spaltraum übrig bleibt (Fig. 9), sind verdickt und bestehen aus zwei am freien Rand in einander übergehenden Membranen, die aus mehreren Lagen kleiner Zellen gebildet sind. Die innere Membran oder der Entoblast des Gastrulamundes hängt nun aber nicht unmittelbar mit der eingestülpten Masse der grossen Dotterzellen (*D*) zusammen, deren Fortsetzung nach Aussen der Dotterpfropf (*d*) ist; vielmehr sehen wir sie in eine mehrfache Lage kleiner Zellen übergehen, die auf dem Durchschnitte als zwei keilförmige Massen erscheinen (Fig. 9 *Me*² *Me*¹). Die beiden Keile drängen sich nach links und rechts mit ihrem zugeschärften Rande zwischen den Ektoblast (*Ek*) und die grossen Dotterzellen (*D*) hinein, welche den Urdarm (*dh*¹) ventral begrenzen; sie sind von beiden, namentlich aber vom Ektoblast, durch einen Spaltraum eine Strecke weit gesondert. Nach Innen, nach dem Dotterpfropf (*d*) zu gehen sie in die Masse der Dotterzellen über, die sich hier innerhalb einer schmalen Zone

durch Theilung vervielfältigt haben und durch ihre Kleinheit von den gewöhnlichen grossen Dotterzellen unterschieden sind. Die beiden links und rechts vom Blastoporus entstandenen Anlagen stellen den Mesoblast dar. In denselben sah ich an einzelnen Durchschnitten (Taf. XIII, Fig. 9) von dem den Dotterpfropf umgebenden Raum (dh^1) einen kleinen Spalt eindringen, so dass die Zellenmasse in ein äusseres oder parietales und in ein inneres oder viscerales Blatt zerlegt wurde, von welchen jedes zwei bis drei Zellen dick ist. Das viscerales Blatt (Me^1) vereinigt sich mit der in lebhafter Zellenvermehrung begriffenen Dottermasse, das parietale (Me^2) dagegen geht an der Urmundlippe in den Ektoblast über.

Von den beiden anderen Schnitten (Taf. XV, Fig. 6 u. Fig. 17) ist der eine in einiger Entfernung vor dem Blastoporus, der andere etwas hinter ihm durch das Ei hindurchgelegt worden. Der Schnitt vor dem Blastoporus (Fig. 6) läuft in einer Richtung, welche durch die Linie $x-y$ in dem Sagittalschnitt (Taf. XIII, Fig. 4) angedeutet wird. Der Urdarm ist durch zwischengeschobene Dottermasse in zwei Räume getrennt, in eine grosse, ventrale Höhle dh^2 , und einen schmalen, dorsal gelegenen Spalt dh^1 , welcher nach rückwärts (Taf. XIII, Fig. 4) mit dem Blastoporus (u) und nach vorwärts mit der grossen Darmhöhle dh^2 communicirt. Der schmale Spalt wird nach oben von einer einfachen Schicht cylindrischer Entoblastzellen (Taf. XV, Fig. 6 *Enc*) begrenzt, welche bald am centralen, bald am peripheren Ende verbreitert sind und mit dem darüber gelegenen gleichfalls aus cylindrischen Zellen bestehenden Ektoblast ziemlich fest zusammenhängen. Letzteres muss besonders hervorgehoben werden, da mit Ausnahme dieser Gegend, welche zum Theil der alsbald sichtbar werdenden Rückenrinne entspricht, der Ektoblast mit den innen liegenden Membranen nur locker verbunden, wenn nicht sogar durch einen kleinen Spaltraum von ihnen getrennt ist. Auf Durchschnitten kann man daher auch leicht die äussere Schicht der Cylinderzellen mit Ausnahme der kleinen dorsalen Partie sehr bequem vom Mesoblast und Entoblast als zusammenhängenden Ring ablösen. Ventral wird der Darmspalt von der grosszelligen Dottermasse umgeben (D), welche wie der Sagittalschnitt (Taf. XIII, Fig. 4) schön erläutert, in den Urdarm wallartig hineingeschoben ist und ihn in die beiden oben beschriebenen Höhlen zerlegt. Unsere besondere Beachtung aber verdienen an dem vorliegenden Frontalschnitt (Taf. XV, Fig. 6) wieder zwei Streifen kleiner Zellen ($Me^1 Me^2$), welche links und rechts von der Wandung des Darmspaltes ausgehend sich eine kleine Strecke

weit zwischen Ektoblast und Dottermasse, von beiden durch einen Zwischenraum deutlich getrennt, hinein schieben. Sie entsprechen offenbar den auf Taf. XIII, Fig. 9 schon aufgefundenen Mesoblaststreifen, in welche sie, wie die Verfolgung der Schnittserie ergibt, auch übergehen. Im Vergleich zu diesen sind sie aber unansehnlicher geworden, da sie nur 2 bis 3 Lagen kleiner ovaler Zellen enthalten. Während nun die beiden Mesoblaststreifen unserer Figur allseitig gut abgesondert sind, hängen sie nach der Mittellinie zu mit der Epithelbegrenzung des Urdarms zusammen. Die äussere oder parietale Zellschicht (Me^2) geht in das dorsale Cylinderepithel (Enc), die viscereale Schicht (Me^1) in die Dotterzellen (D) über, welche den Darmspalt (dh^1) nach unten abschliessen. Ähnliche Bilder beobachtet man noch auf den nächst folgenden Schnitten, dann aber ändert sich das Bild, indem etwas weiter nach dem Kopfende des Eies zu der Mesoblast schwindet und die beiden primären Keimblätter sich unmittelbar berühren.

Was endlich den dritten hinter dem Blastoporus angefertigten Schnitt anbetrifft, so hat derselbe (Taf. XV, Fig. 17) gerade die Umschlagstelle des Ektoblasts in die Dottermasse getroffen in einer Richtung, welche durch die Linie ab in Figur 4 der Tafel XIII angedeutet wird. Man sieht Ektoblast und Dottermasse, welche anderswo durch einen Spalt getrennt sind, eine Strecke weit verschmolzen und die Dottermasse in grosser Ausdehnung in kleine Elemente von der Grösse der Mesoblastzellen zerfallen. Auf einem weiteren Schnitt, der nicht mit dargestellt wurde, ist die Verschmelzungsstelle kleiner geworden, dann wird die Trennung überall eine vollständige. Die Zone kleiner Zellen im Dotter wird immer beschränkter und verliert sich rasch vollständig, so dass in kurzer Entfernung vom Blastoporus dem Ektoblast ausschliesslich grosse Dotterzellen anliegen.

An etwas älteren Eiern, an denen die Rückenrinne mehr und mehr in Ausbildung begriffen ist, macht auch die Entwicklung des Mesoblasts rasche Fortschritte und liefert auf Frontal- und Sagittalschnitten klare und überzeugende Bilder.

Der auf Tafel XIII dargestellten Figur 9 des vorhergehenden Stadiums entspricht der daneben gezeichnete Durchschnitt Figur 10, welcher gleichfalls durch den Gastrulamund (u) hindurchgelegt ist. Der letztere ist hier schon zu einem schmalen Längsspalt verengt, in welchen noch ein Rest des Dotters in einen dünnen Zipfel (d) ausgezogen hineinragt.

Links und rechts vom Urmund nehmen die beiden Mesoblast-

massen (Me^2 und Me^1) ihren Anfang und sind schon um die halbe Circumferenz des Eies herumgewuchert; sie lassen jetzt ebenso deutlich wie früher erkennen, dass sie sowohl vom einschichtigen Ektoblast (Ek) als auch vom Entoblast (En) durch einen oft ziemlich weiten Spalt scharf geschieden sind und mit ihnen nur an einer beschränkten Stelle, am Urmund, zusammenhängen. Hier gehen sie erstens in den verdickten Entoblast der Urmundlippen und zweitens in die Dottermasse über, die sich in den oben erwähnten Zipfel verlängert. Auch konnte ich meistens auf meinen Durchschnitten den spaltförmigen Anfangs-Theil des Urdarms (dh^1), welcher zwischen den Gastrulalippen (ls) und dem Dotterzipfel (d) gelegen ist, sich in die beiden Mesoblastmassen eine Strecke weit hinein verlängern und dieselben in zwei Blätter (Me^2 und Me^1) zerlegen sehen. Im Vergleich zu früheren Stadien sind die Mesoblastzellen durch Theilung kleiner geworden und heben sich dadurch um so besser von den viel grösseren Dotterzellen des Entoblasts (D) ab.

Der eben beschriebenen Figur schliessen sich die in verschiedener Entfernung vor dem Gastrulamund hindurchgelegten Schnitte an, welche mehreren Schnittserien durch gleich weit entwickelte Eier entnommen sind (Taf. XV Fig. 15 u. 4. Taf. XIII Fig. 11. Taf. XIV Fig. 1 u. 2).

Der auf Taf. XV Fig. 15 abgebildete Schnitt hat gerade den oben erwähnten Wall (Taf. XII Fig. 4 w) getroffen, durch welchen der spaltförmige Urmund und die Rückenrinne getrennt werden.

Der Wall (w) springt etwas über die Kugeloberfläche des Eies hervor und ist links und rechts von zwei Furchen (r) umgrenzt, die uns schon bei Betrachtung der Eioberfläche in die Augen fielen. Er bildet die Decke des nahe an seiner Ausmündung spaltförmigen Urdarmes (dh^1) und besteht aus 2 nur wenig von einander gesonderten Blättern, dem einschichtigen Ektoblast und dem Entoblast (Enc), der aus mehreren Lagen spindelförmiger Elemente zusammengesetzt wird. Die untere Fläche des Urdarms wird von 4—6 Lagen Dotterzellen (D) gebildet, die von der ventralen Hauptmasse des Dotters als eine Barrière zwischen den Anfang und den erweiterten Theil des Urdarms hinein geschoben sind (Taf. XIII Fig. 4). Die links und rechts gelegenen beiden Mesoblaststreifen (Me) sind jetzt nur 2—3 Zelllagen dick und sind von ihrer Umgebung allseitig gut abgegrenzt bis auf die beiden Winkel des Darmspaltes, wo sie einerseits mit dem

dorsalen, andererseits mit dem ventralen Entoblast an den mit Sternchen * bezeichneten Punkten zusammenhängen.

Auf einem der nächst folgenden Schnitte (Taf. XV Fig. 4) ist der Anfang der Rückenrinne (*t*) getroffen. In ihrem Bereich ist die Decke des Urdarms stark verdünnt, weil der in Figur 15 noch mehrschichtige Entoblast auf eine einfache Schicht hoher cylindrischer Zellen (*Enc*), welche an das äussere Keimblatt direct angrenzen, reducirt ist. Das zur Abbildung gewählte Präparat ist auch in sofern von Interesse, als gerade das Ende der Dottermasse (*D*) durchschnitten ist, welche als Wulst vorspringend den Urdarm in eine spaltförmige und in eine geräumige Höhle scheidet. Der vorgeschobene Wulst ist auf der linken Seite noch mit der Darmwand verbunden, während er rechts mit abgerundeter Oberfläche frei in den Urdarm hineinragt, dessen spaltförmiger (*dh*¹) und erweiterter Theil (*dh*²) somit in Communication zu treten beginnen. Die Beschreibung des Mesoblasts kann hier übergangen werden, da die Verhältnisse genau dieselben sind wie auf den durch die Mitte der Rückenrinne geführten Schnitten, welche wir nunmehr nach 3 verschiedenen Abbildungen (Taf. XIII Fig. 11, Taf. XIV Fig. 1 u. 2) ausführlich beschreiben wollen.

An zwei Schnitten ist die Rinnenbildung (*t*) nur schwach angedeutet, auf dem dritten (Taf. XIV Fig. 2) ist sie ziemlich tief, und springt in Folge dessen die Decke des Urdarms, welcher sich jetzt zu einer grossen Höhle im Innern des Eies ausgeweitet hat, entsprechend nach Innen leistenartig vor. Im ganzen Bereich der Rückenrinne stossen die beiden primären Keimblätter unmittelbar zusammen, sind ziemlich innig unter einander verbunden und bestehen ein jedes in ganz gleicher Weise aus einer einzigen Lage hoher cylindrischer Zellen. Links und rechts von der Rückenrinne ist der Mesoblast gebildet und zugleich auch der Character des Entoblasts ein total veränderter. An Stelle der 2 Blätter sind plötzlich 4 deutlich gesonderte Zellenlagen getreten, von welchen die äussere und die innere den Ektoblast (*Ekt*) und den Entoblast (*End*), die beiden mittleren das parietale und das viscerele Blatt des Mesoblasts (*Me*² u. *Me*¹) darstellen. Der Ektoblast allein bietet dasselbe Aussehen wie an der Rückenrinne dar, dagegen besteht keines der drei übrigen Blätter aus Cylinderzellen, wie der Entoblast der dorsalen Mittellinie.

Der seitlich den Urdarm begrenzende Entoblast (Taf. XIII Fig. 11 u. Taf. XIV Fig. 1 *End*) zeigt uns ganz anders geformte, etwas grössere, unregelmässig polygonale Elemente, ähnlich den

Elementen, aus denen auch die Dottermasse zusammengesetzt ist, die beiden Blätter des Mesoblasts dagegen enthalten, wie auf den schon früher beschriebenen Stadien, kleinere, ovale, locker zusammenhängende Zellen; sie haben sich jetzt etwa über die obere Hälfte des kugeligen Eies ausgedehnt und sind überall nach aussen und nach innen durch einen scharfen Contour vom Ektoblast und Entoblast getrennt bis auf die wichtige und beachtenswerthe Stelle zu beiden Seiten der Rückenrinne, wo ein Zusammenhang und zwar in folgender Weise stattfindet. Die Cylinderzellen des dorsalen Entoblasts (Taf. XIV Fig. 1 *Enc*) werden nach der Seite zu plötzlich etwas niedriger und bilden so einen Uebergang zu den cubischen und ovalen Zellen des parietalen Blattes (Me^2) des Mesoblasts, welche sich eng an sie anschliessen. Die viscerele Mesoblastlamelle (Me^1) aber steht mit dem seitlichen Entoblast (*End*) in Beziehung, indem sie in denselben scharf umbiegt. Der Umschlagsrand (*) liegt zum Theil den Cylinderzellen des dorsalen Entoblasts an ihrem Uebergang in das parietale Blatt des Mesoblasts fest an, zum Theil bedingt er auf der Innenfläche des Eies nach dem Urdarm zu einen kleinen Vorsprung (*). Wir sehen also an dieser Stelle — und das ist das besonders Bemerkenswerthe, — dass der aus Cylinderzellen bestehende dorsale Theil (*Enc*) und der aus grösseren polygonalen Zellen bestehende seitliche Theil des Entoblasts (*End*) nicht unmittelbar an einander schliessen und einer in den andern übergeht, sondern dass beide durch die Mesoblastentwicklung von einander getrennt sind.

Für die Richtigkeit einer derartigen Auffassung scheinen mir ausser anderen noch später zu erwähnenden Verhältnissen ganz besonders einige Präparate zu sprechen, an welchen eine Lockerung der einzelnen normaler Weise fest zusammenschliessenden Zellschichten durch den Zug des Rasirmessers beim Schneiden bewirkt worden war. Ein derartiger schadhafter, aber deswegen doch immer lehrreicher und für Manches beweiskräftiger Schnitt ist aus einer Anzahl anderer zur Abbildung (Taf. XIV Fig. 2) gewählt worden. Wir sehen jetzt vom Urdarm (*dh*) aus jederseits einen Spalt in die paarigen Anlagen des Mesoblasts hineinreichen und seine beiden Zellschichten trennen, ebenso trennt der Spalt auch den unter der Rückenrinne (*t*) gelegenen Entoblast von dem seitlichen grosszelligen Theil. An den künstlich getrennten Theilen erkennt man jetzt besser die zusammengehörigen Zellenlagen. So bilden die Cylinderzellenschicht des Entoblasts (*Enc*) und die beiden parietalen Blätter des Mesoblasts (Me^2) zusammen eine

einzigste, an das äussere Keimblatt angrenzende Schicht, in welcher nur auf der linken Seite eine Lockerung der Elemente herbeigeführt worden ist. Sie stellen die obere Wand des Urdarms und der von ihm ausgehenden beiden Spalten dar. Auf der andern Seite schliessen die visceralen Blätter des Mesoblasts (*Me*¹) und die seitlichen grosszelligen Theile des Entoblasts (*End*) an einander und vereinigen sich zu zwei Falten, deren Umschlagsränder die Communicationen zwischen dem Urdarm und den 2 künstlich bewirkten Spalträumen im mittleren Keimblatt begrenzen.

Die durch Zug getrennten und histologisch differenten Zellschichten unterscheiden sich auch durch ihre fernere Bestimmung. Wie sich bei Beschreibung der dritten Periode ergeben wird, entwickelt sich aus dem unter der Rückenrinne gelegenen Streifen der cylindrischen Zellen die Chorda dorsalis, aus den grossen, polygonalen Elementen des Entoblasts dagegen die gesammte epitheliale Auskleidung des Darmcanales. Wir wollen daher der bequemerer Verständigung wegen in Zukunft die beiden den Urdarm umschliessenden Abtheilungen des Entoblasts kurzweg im Hinblick auf die aus ihnen hervorgehenden Organe als Chordaentoblast (*Enc*) und als Darmentoblast (*End*) bezeichnen. Von den beiden Zellschichten des mittleren Keimblattes wird die eine zum Hautfaserblatt, die andere zum Darmfaserblatt.

Einen weiteren Einblick in die Vertheilung und in den Zusammenhang der Zellmassen liefern Sagittalschnitte, von welchen drei aus 2 verschiedenen Serien zur bildlichen Wiedergabe ausgewählt worden sind (Taf. XIII, Fig. 5, 6 u. 7). Fig. 5 stellt einen genau durch die Mitte des Eies geführten Sagittalschnitt dar. Er zeigt uns am hintern Ende des Embryo den kleinen Urmund (*u*), welcher in den spaltförmigen Theil des Urdarms (*dh*¹) führt. Der letztere wird von der geräumigen Urdarmhöhle (*dh*²) durch eine wulstförmige Verdickung der ventralen Dottermasse getrennt. Die ganze vordere und obere Wand des Urdarms besteht nur aus 2 Lagen von Zellen, die, wie wir schon an Querschnitten gesehen haben, im Bereich der Rückenrinne cylindrisch sind und von welchen die innere als Chordaentoblast (*Enc*) bezeichnet wurde. Nach vorn wandeln sich die Cylinderzellen des Chordaentoblasts in grössere cubische und polygonale Dotterzellen um, die erst in einer, dann in 2 und 3 Schichten angeordnet sind und so einen Uebergang zu der ventralen Dottermasse vermitteln. Ebenso hören sie in einiger Entfernung vom Urmund auf und werden zu kleinen, mehr spindeligen Elementen, welche

in mehreren Lagen angeordnet die Verdickung der oberen Urmundlippen (*ld*) mit hervorrufen. Es stimmen somit diese Befunde vollkommen mit den entsprechenden Querschnitten durch die verschiedenen Regionen des Eies überein (Taf. XIII, Fig. 11. Taf. XV, Fig. 4 u. 15).

In unserer Abbildung schiebt sich ferner eine kleinzellige Partie ventral vom Urmund in Form eines Keils (*Mev*) zwischen Ektoblast und Dottermasse (*D*) hinein und hängt mit beiden nur an ihrem Ursprunge zusammen, in einer Gegend, in welcher sich die Dotterzellen durch geringere Grösse auszeichnen und offenbar in Wucherung begriffen sind. Die kleinzellige Masse ist auch auf Frontalschnitten gut zu sehen, welche unterhalb des Gastrulaspaltes von mir angefertigt, aber nicht mit abgebildet worden sind. Sie erscheint hier in der Gestalt einer Mondsichel mit zugeschärften Rändern und wird, wenn wir uns vom unteren Rande des Urmundes in der Schnittserie entfernen, sowohl nach dem Ektoblast als nach der Dottermasse zu scharf abgegrenzt. Wir werden dieselbe als einen Theil des mittleren Keimblattes deuten müssen, welcher sich auf dem vorliegenden Stadium seitlich und rückwärts vom Urmund eine Strecke weit auszubreiten beginnt.

Der zweite zur Darstellung gelangte Sagittalschnitt (Taf. XIII Fig. 6) ist in geringer Entfernung von der Mittellinie durch das Ei hindurchgeführt worden und zwar, wie ich glaube, ein klein wenig schräg, so dass er sich nach hinten der Sagittalebene etwas nähert und sich nach vorn von ihr entfernt. Nach hinten ist daher noch die Gegend der Rückenrinne und des Chordaentoblasts (*Enc*), nach vorn dagegen schon die Anlage des Mesoblasts der einen Seite mit getroffen. Dort wird die Decke des Urdarms aus zwei Lagen cylindrischer Zellen, hier aus vier Blättern gebildet; dieselben sind ebenso wie an dem Querschnitt (Taf. XIV Fig. 1) beschaffen und verbinden sich auch an der Stelle, wo der zweiblättrige und der vierblättrige Theil der Decke des Urdarms zusammenstossen (*), in der früher angegebenen Weise. Die für das Verständniss der Entwicklung des mittleren Keimblattes überaus wichtige Stelle ist noch einmal bei stärkerer Vergrößerung auf Taf. XV Fig. 16 abgebildet worden. Deutlich sieht man an ihr die Cylinderzellen des Chordaentoblasts (*Enc*) in das parietale Blatt des Mesoblasts (*Me*²) übergehen, während der aus polygonalen Zellen zusammengesetzte Darmentoblast (*End*) sich in das viscerele Blatt (*Me*¹) umschlägt. Ferner kann man sich an dem Sagittalschnitt (Taf. XIII Fig. 6) davon überzeugen, dass an

der Kopfgregion des Eies die Mesoblastanlage aufhört und der einschichtige Entoblast nun wieder unmittelbar an den Ektoblast anstösst. Was dann endlich noch die Umgebung des Urmundes anbetrifft, so ist auf unserem Präparate gerade eine seitliche als Verdickung erscheinende Urmundlippe (*ls*) getroffen; auch ist die ventral vom Urmund erfolgende Ausbreitung des Mesoblasts (*Mev*) zu sehen. Dieselbe bietet einen ähnlichen Befund wie in der neben stehenden Figur 5 dar, indem sie von einer Wucherungszone in der Dottermasse und der verdickten Urmundlippe ausgehend sich keilförmig und von ihrer Umgebung deutlich abgesondert nach abwärts erstreckt.

Von der Sagittalebene noch weiter entfernt ist der dritte Schnitt (Taf. XIII Fig. 7). In der ganzen Circumferenz des Eies ist der Ektoblast von den nach innen gelegenen Zellschichten vollkommen geschieden bis auf die Stelle, welche der seitlichen Urmundlippe (*ls*) entspricht, wo sich der Ektoblast nach innen in den Entoblast umschlägt. Hier bemerkt man in der an dem hinteren Ende des Eies angehäuften Zellenmasse einen spaltförmigen Hohlraum (*dh*¹), welcher nichts anderes als der seitliche Theil des Urdarms ist. Er verläuft dorsoventral und wird nach aussen von den kleinen Zellen der Urmundlippe, nach innen von 3—4 Lagen Dotterzellen umgeben. Von seinen beiden Winkeln (*) geht ein dorsaler und ein ventraler Mesoblaststreifen aus, dessen Zellmassen einerseits von der Dotteransammlung, andererseits von dem inneren Blatt der seitlichen Urmundlippen abstammen. Sonst stehen die beiden Streifen ausser jeder Beziehung zu den anliegenden Keimblättern.

Auf den weiter folgenden Schnitten ist der spaltförmige Theil des Urdarms verschwunden. Man nimmt dann an der hinteren und oberen Region des Eies einen einzigen zusammenhängenden, sichelförmigen Mesoblaststreifen wahr, der sich von den beiden primären Keimblättern nun überall durch einen glatten Contour absetzt.

Geschichtliches. Ueber die Veränderungen, welche das Tritonei in der zweiten Entwicklungsperiode zu durchlaufen hat, handeln die schon erwähnten verdienstvollen Untersuchungen von Scott und Osborn sowie von Bambeke. Durch dieselben sind bereits manche für die Entwicklung des mittleren Keimblattes wichtige Thatsachen festgestellt, aber auch manche Verhältnisse entweder falsch beurtheilt oder übersehen worden, woher es kommt, dass ich in der ganzen Auffassung der Entwicklungsvorgänge in

der zweiten Periode in nicht unwesentlichen Punkten von ihnen differire.

Die bei Flächenbetrachtung schon sichtbare Rückenrinne wird von Scott und Osborn als Medullarfurche bezeichnet (pag. 41 u. Taf. IV Fig. 4). Dem gegenüber bemerkt Bambeke mit Recht, dass beide Bildungen etwas Verschiedenes seien, dass die Medullarfurche erst später erscheine, da man unter ihr nur die breitere von den Medullarwülsten umschlossene Vertiefung verstehen könne. Hierbei wirft er die Frage auf, ob die Rückenrinne der Amphibien (*sillon median*) und die Primitivrinne der Vogelembryonen vergleichbar seien, ohne sie indessen zu beantworten oder in eine nähere Discussion des Gegenstandes einzutreten. „Je souleverai maintenant, bemerkt Bambeke, mais seulement à titre d'hypothèse, la question de savoir, si le *sillon médian* n'est pas l'homologue de celui qui, chez vertébrés supérieurs, est situé en arrière du *sillon dorsal*, je veux dire du *sillon primitif*. Les *sillons primitif* et *dorsal* ou *médullaire*, superposés en quelque sorte chez les Batraciens (le *dorsal* étant toutefois plus étendu en avant et le *primitif* étant en général d'autant plus développé qu'on s'éloigne davantage de l'extrémité céphalique) seraient venus se placer, chez les vertébrés supérieurs, à la suite l'un de l'autre.“ Ich habe mir die Frage gleichfalls vorgelegt und glaube mich dahin aussprechen zu müssen: Wenn die Primitivrinne der Vögel, wie jetzt vielfach angenommen wird (Gasser, Rauber, Braun), als Verschlussstelle des Urmundes angesehen werden muss, so entspricht sie dem Blastoporus der Amphibien, welcher später ebenfalls zu einem kurzen Längsspalt auswächst (Taf. XII Fig. 5 u. 10), dann aber kann sie nicht mit der Rückenrinne der Tritonen verglichen werden. Denn die letztere bildet sich vor dem Blastoporus, in einer Gegend, wo derselbe niemals gelegen hat, und ist von Anfang an durch einen Wulst von ihm getrennt. Das ist der Grund, warum ich den Namen Primitivrinne nicht für sie gewählt habe.

Die Rückenrinne der Tritonen scheint mir nun in einfachster Weise sich aus der paarigen Entwicklung des Mesoblasts erklären zu lassen. Wenn die beiden Mesoblaststreifen vom Urmund aus links und rechts von der Mittellinie nach vorwärts wachsen, drängen sie die beiden primären Keimblätter nach aussen und innen von einander, wölben sie hervor und bewirken eine Verdickung der Wandung des Eies, in welcher der verdünnt bleibende Streifen als eine Rinne erscheinen muss. Bis in den Blastoporus aber reicht die Rinne desswegen nicht hinein, weil die obere Urmund-

lippe verdickt ist und so als ein Querwulst zwischen beide dazwischen tritt.

Am meisten bedürfen der Besprechung die Anschauungen, zu welchen Scott, Osborn und Bambeke über die Entwicklung des mittleren Keimblattes gelangt sind. Denn sie berühren einen Gegenstand von hoher allgemeiner Bedeutung. Scott und Osborn haben nun zuerst die wichtige Thatsache ermittelt, welche von Bambeke bestätigt worden ist, dass bei den Tritonen der Mesoblast in der Form von zwei Streifen angelegt wird, welche in der Mittellinie durch eine einfache Schicht cylindrischer Entoblastzellen getrennt werden. Im Anschluss an die Anschauungen Balfour's lassen sie die beiden Streifen schon während der Gastrulation gleichfalls durch Einstülpung vom Urmund aus gebildet werden. Auch Bambeke fasst den Vorgang in derselben Weise auf, indem er bemerkt: *Le rôle de l'invagination dans la formation du mésoblaste me paraît incontestable.*

In soweit befinden wir uns alle in voller Uebereinstimmung, dagegen gehen unsere Beobachtungen in folgenden nicht unwichtigen Punkten weit auseinander. Nach Scott und Osborn soll das Wachsthum des Mesoblasts zum Theil durch Zelltheilung in den beiden zuerst angelegten Streifen veranlasst werden, zum grössten Theil aber auf Kosten der Dottermasse geschehen, in der Weise, dass sich von ihr grosse quadratische Zellen ablösen, sich weiter vermehren, sich zu dem Mesoblast hinzugesellen und an den Seiten des Eies nach abwärts wachsen. „The invagination mesoblast“, erklären die beiden Forscher in der Zusammenfassung am Schluss ihrer Arbeit, „is supplemented by other cells, which split off from the yolk hypoblast“.

Diese zweite Art des Wachsthums glaube ich mit Entschiedenheit in Abrede stellen zu müssen. An den sehr zahlreichen von mir angefertigten Schnitten habe ich ein an den Seiten stattfindendes Abspalten von Dotterzellen nicht beobachten können, stets musste ich zwischen Mesoblast und Entoblast eine deutliche Trennung mit Ausnahme der früher angeführten Stellen constatiren. Auch Bambeke betrachtet „die Fortentwicklung des Mesoblasts aus Dotterzellen als zweifelhaft, ohne sie indessen mit Bestimmtheit in Abrede stellen zu wollen“. Er glaubt vielmehr, worin ich ihm ganz beistimme, dass man eher „eine Wanderung der eingestülpten Zellen als Ursache für die Ausbreitung des Mesoblasts zulassen könne“.

Einen zweiten wesentlichen Differenzpunkt zwischen Scott,

Osborn und mir finde ich darin, dass jene den Mesoblast zu beiden Seiten der Mittellinie als eine einfache Lage schmaler Zellen beginnen und den Chordaentoblast sich direct an die nach innen von den Mesoblaststreifen gelegenen quadratischen Entoblastzellen anschliessen lassen (just below the tow slight folds on either side of the medullary groove the mesoblast begins to intervene as a single layer of small cells. Beneath these the hypoblast cells lose their columnar shape and becoming more quadrate are gradually reflected around the sides of the alimentary canal). Auch Bамbeke ist derselben Ansicht, wenn er in seiner vorläufigen Mittheilung bemerkt: „De chaque côté de la saillie notochordale l'hypoblaste invaginé se continue insensiblement avec les cellules formant le plancher de la cavité viscérale.“

Nach meinen Beobachtungen dagegen erscheint jeder Mesoblaststreifen an seinem medialen Rande stets in der Form von wenigstens zwei Zellenlagen, von welchen die eine in den Chordaentoblast, die andere in den Darmentoblast übergeht. Dadurch aber gewinnt die Auffassung von der Art und Weise, wie das mittlere Keimblatt sich einfaltet, eine ganz andere Gestalt. Auch der Einfaltungsprocess in der Umgebung des Blastoporus ist nach den Beschreibungen und Abbildungen von Scott und Osborn nur ungenügend aufgeklärt, wie denn zum Beispiel die Entwicklung des Mesoblasts nach rückwärts vom Urmund ganz unerwähnt geblieben ist.

Endlich kann ich den beiden Forschern nicht beistimmen, wenn sie die oberflächlichsten Zellen der Dottermasse, welche an den Darmraum und an den Mesoblast nach aussen ringsum angrenzen, als eine besondere durch Umwandlung von Dotterzellen entstandene Entoblastschicht bezeichnen und als „yolk hypoblast“ von den an der Decke des Urdarms gelegenen Zellen oder dem „invaginate hypoblast“ unterscheiden. Weder durch Beobachtung noch aus allgemeinen Gründen lässt sich, wie auch Bамbeke hervorhebt, die Abtrennung einer solchen peripheren Schicht vom Dotter rechtfertigen, vielmehr scheint mir die Ansicht naturgemäss zu sein, dass die ganze Masse der Dotterzellen nichts anderes als eine verdickte Partie im Epithel des Urdarms, mithin ein Bestandtheil des inneren Keimblattes ist.

Die Eintheilung in yolk hypoblast und invaginate hypoblast, welche Bамbeke angenommen hat, betrachte ich als keine glückliche, denn wie bei der Darstellung der ersten Periode gezeigt wurde, wird während der Gastrulation die ganze Dottermasse der

Blastula in das Innere des Eies ebenso gut mit eingestülpt, wie der sogenannte invaginate hypoblast. Da möchte es sich wohl mehr empfehlen, die cylindrischen Entoblastzellen an der Decke des Urdarms und die an der Seite und am Boden gelegenen, grossen Dotterschollen im Hinblick auf ihre zukünftige Bestimmung als Chordaentoblast und als Darmentoblast zu benennen.

Beurtheilung und Zusammenfassung der Befunde.

Am Schluss der historischen Darstellung haben wir uns selbst die Frage vorzulegen, in welcher Weise die oben ausführlich von mir geschilderten Beobachtungen eine einheitliche Deutung und Erklärung zulassen.

Zunächst müssen wir auf Grund unserer Befunde der noch immer weit verbreiteten Ansicht entgegentreten, dass der Mesoblast sich von einem der beiden primären Keimblätter oder von beiden zugleich abspalte. Bei Triton scheint mir jede Möglichkeit eines derartigen Geschehens ganz ausgeschlossen zu sein. Vom Ektoblast können sich nicht Elemente abspalten, denn dieser stellt schon auf dem Gastrulastadium eine einschichtige Membran dicht an einander gefügter hoher Cylinderzellen dar. An Durchschnitten kann man die Membran vom Mesoblast, da sie von ihm durch einen Spaltraum getrennt ist, sehr leicht ablösen, ja sie hebt sich oft ganz von selbst an dünnen unvollständigen Schnitten ab. Freilich besteht der Rückenrinne (t) entlang ein fester Zusammenhang des Ektoblasts mit dem Chordaentoblast, aber die vollkommen regelmässige Anordnung der Zellen zu einem Cylinderepithel schliesst jede Möglichkeit aus, dass der Rückenrinne entlang Elemente aus dem Ektoblast in den Mesoblast hineinwucherten. Ebenso wenig spaltet sich der Mesoblast vom inneren primären Keimblatt ab, von welchem er gleichfalls durch einen Spaltraum geschieden ist und von welchem er sich an Durchschnitten ebenso leicht abheben lässt.

Die Abspaltungstheorie kann also bei den Eiern der Tritonen die Entwicklung des mittleren Keimblattes nicht erklären und muss aufgegeben werden. Für eine neue Theorie aber sind folgende Thatsachen maassgebend.

1. Der Mesoblast wird nicht an dieser und jener Stelle aus isolirten Zellenhaufen, sondern in Form von zwei Massen blattartig verbundener Zellen angelegt.

2. Die beiden Mesoblaststreifen sind wenigstens zwei Zellen-

lagen dick und werden von einander in der dorsalen Mittellinie unter der Rückenrinne durch den Chordaentoblast geschieden.

3. Dieselben erscheinen zuerst in der Umgebung des Blastoporus und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts, von hier aus dehnen sie sich allmählich über die Eioberfläche aus und wachsen ventralwärts und nach vorn zwischen die beiden primären Keimblätter trennend hinein.

4. Die Umgebung des Blastoporus und die beiden Ränder des Chordaentoblasts sind die einzigen Stellen, an welchen eine Abgrenzung der Mesoblaststreifen von den angrenzenden Zellenlagen nicht möglich ist. Von hier aus allein können Elemente der beiden primären Keimblätter in das mittlere übertreten.

Aus den angeführten Thatsachen geht hervor, dass die Art, wie die Zellschichten 1) am Blastoporus, 2) unterhalb der Rückenrinne zusammenhängen, genauer festgestellt werden muss, wenn man über die Genese des Mesoblasts Klarheit gewinnen will.

Am Blastoporus setzt sich der Mesoblast einerseits continuirlich in das innere Blatt der Urmundlippen fort, andererseits verbindet er sich mit der Dottermasse, wo dieselbe sich als Pfropf in den Urmund hineinschiebt. Hier findet sich eine Wucherungszone, eine Masse kleiner Zellen, die ich mir nicht anders als durch wiederholte Theilung der angrenzenden grossen Dotterzellen entstanden denken kann. Aus diesen Beobachtungen werden wir zur Annahme berechtigt, dass der Mesoblast das Zellenmaterial zu seiner Entstehung und zu seinem Wachsthum von der Dottermasse in der Umgebung des Blastoporus bezieht und dass er mithin vom Entoblast abstammt, insofern die Dottermasse nur ein verdickter Theil desselben ist. Das hintere Ende des Embryo stellt eine Wucherungszone dar, wie auf späteren Stadien immer noch besser ersichtlich werden wird.

Man kann aber ferner noch annehmen, dass auch durch die Verbindung mit dem inneren Blatt der Urmundlippen dem Mesoblast zu seiner Vergrösserung Zellen zugeführt werden, und dass das innere Blatt seinerseits sich fortwährend wieder aus dem Ektoblast ergänzt, aus welchem am Umschlagsrand des Blastoporus auch später Zellen in derselben Weise wie bei der Gastrulabildung nach Innen einwandern könnten. Wenn ein derartiges Einwandern von Zellen stattfinden sollte, was ich vorläufig nicht ausschliessen kann, so ist dasselbe jedenfalls ein sehr geringfügiges, da der auf eine einfache Schicht reducirte Ektoblast nicht viel Material abzugeben im Stande ist. Die an der ventralen Seite zu

beobachtende Grössenabnahme der Ektoblastzellen, welche zu einer Oberflächenvergrösserung der Membran führen müsste, wird wieder compensirt durch die Verlängerung der dorsal gelegenen Zellen, welche die Medullarplatten liefern, und später durch die alsbald erfolgende Entwicklung der Medullarwülste, durch welche sich die Oberfläche des Ektoblasts durch Einfaltung vergrössert.

Der zweite Ort, welcher bei der Entstehung des Mesoblasts in Frage kommt, ist die Rückenrinne. Es ist gewiss eine bemerkenswerthe Erscheinung, dass da, wo der Chordaentoblast aufhört, an beiden Seiten desselben gleich drei Zellblätter erscheinen, der parietale und der viscerele Mesoblast und der Darmentoblast. Diese Blätter hängen unter einander in der Weise zusammen, dass der parietale Mesoblast in den Chordaentoblast und der viscerele Mesoblast in den Darmentoblast übergeht. Es könnte also dem mittleren Keimblatt sowohl vom Chorda- als vom Darmentoblast aus Zellenmaterial zu seinem Wachsthum geliefert werden. Von diesen aber kann der Chordaentoblast, da er ein schon kleinzelliger, schmaler, mitten inne liegender und so allseitig isolirter Streifen ist, als Bezugsquelle ausgeschlossen werden. Dagegen ist es wohl möglich, dass Zellen vom Darmentoblast, der sich selbst von der ventral gelegenen Dottermasse fortwährend regeneriren kann, am Umschlagsrand in den visceralen Mesoblast übertreten.

Wie aus der Zusammenstellung der Beobachtungen hervorgeht, so sprechen alle Thatfachen dafür und keine einzige dagegen, dass sich der Mesoblast aus dem primären inneren Keimblatt entwickle. Schwieriger ist ein zweiter Punkt zu entscheiden, welcher im Hinblick auf die Bildung des Mesoblasts beim *Amphioxus lanceolatus* in Zukunft nicht unberücksichtigt gelassen werden darf und sich immer mehr in den Vordergrund der Discussion drängen wird. Ich meine die Annahme, dass die paarigen Mesoblaststreifen der Tritonen morphologisch nichts anderes sind als zwei durch Einfaltung des Entoblasts entstandene Divertikel, deren Wandungen fest auf einander gepresst sind. Für eine solche Annahme scheinen mir zwei Verhältnisse in meinen Beobachtungen zu sprechen. Erstens treten bei der Mesoblastentwicklung die Zellen nicht einzeln für sich zwischen die beiden primären Keimblätter, sondern sind stets zu regelmässigen Schichten verbunden. Dabei findet man von Anfang an den Mesoblast überall wenigstens aus zwei Zellschichten zusammengesetzt. Zweitens wurde in vielen Fällen beobachtet, dass sich der Ur-

darm in der Umgebung des Blastoporus eine Strecke weit in die paarigen Mesoblaststreifen als feine Spalte fortsetzt, ein parietales und ein viscerales Blatt von einander trennend. Dass in den Mesoblaststreifen von Anfang an die Höhlungen fehlen, kann nicht als triftiger Grund gegen unsere Annahme geltend gemacht werden. Denn wie schon in einer früheren Arbeit hervorgehoben wurde, lehrt uns das Studium verschiedener Entwicklungsgeschichten, dass häufig Theile, die ihrer zukünftigen Bestimmung und Function nach hohl sein müssen, im Entwicklungsleben, sei es durch Einfaltung oder Ausstülpung, als compacte Zellenmassen angelegt werden und erst später ihre Höhlungen erhalten. Wir sehen auch, wie ursprünglich hohle Bildungen vorübergehend vollkommen solid werden (z. B. die Darmdivertikel der Chaetognathen), um erst in einem dritten Stadium sich wieder auszuhöhlen.

Die Veränderungen, welche in der zweiten Entwicklungsperiode am Triton-Ei eintreten, resümiere ich auf Grund der vorausgeschickten Erörterungen jetzt kurz dahin: Das mittlere Keimblatt entsteht durch eine paarige Einfaltung des Entoblasts schon zu einer Zeit, wo die Gastrulaeinstülpung noch nicht ganz vollendet ist. Die Einfaltung beginnt zu beiden Seiten des Blastoporus und setzt sich von hier links und rechts von der Rückenrinne und dem unter ihr gelegenen Chordaentoblast weiter nach vorn fort. Wenn wir uns jetzt die beiden Blätter des Mesoblasts, die bei der Einfaltung natürlich gleichzeitig gebildet werden, aus einander gewichen vorstellen, so erhalten wir einen linken und einen rechten Spaltraum, von welchen jeder mit dem späteren Darmraum communicirt erstens nach dem Blastoporus zu und zweitens in grosser Ausdehnung am Rücken des Embryo beiderseits von der Rückenrinne. Demnach zerfällt auch bei den Tritonen der Urdarm, wie beim Amphioxus, den Chaetognathen, Brachiopoden etc. durch 2 Falten, die dorsal und nach hinten einen freien Rand besitzen, in einen mittleren Raum, den bleibenden Darm, und in 2 seitliche Divertikel oder die Leibessäcke.

Die dritte Periode.

In der dritten Periode, welche wir in der Entwicklung des mittleren Keimblattes unterscheiden wollen, vollzieht sich die Bildung der Chorda dorsalis und die Abschnürung der beiden durch Einfaltung erzeugten Mesoblastsäcke von ihrem Mutterboden, dem primären Entoblast. Sie wird äusserlich durch das Auftreten der

Medullarwülste gekennzeichnet, welche sich am Anfang des vierten Tages zu entwickeln beginnen. An dem Rücken des Embryo bildet der Ektoblast (Taf. XII, Fig. 7) parallel zur Rückenrinne (t) und jederseits in ziemlicher Entfernung von derselben zwei Falten (N), welche die ausserordentlich breite Medullarplatte umgrenzen; letztere nimmt fast die ganze Rückenfläche des Eies ein und wird durch die Rückenrinne in eine linke und eine rechte Hälfte abgetheilt. Die Stelle, wo sich die Wülste zuerst erheben, entspricht der späteren Cervicalgegend des Embryo, von hier dehnen sie sich auf den Kopfpol des Eies ventralwärts aus (Taf. XII, Fig. 8), wachsen einander vor dem Ende der Rückenrinne im Bogen entgegen und grenzen nach vorn ein grosses rundliches Feld, die Hirnplatte (H), ab, welche am vorderen Pole des Eies gelegen nach oben und hinten in die dorsale Medullarplatte (M) umbiegt. Nach hinten werden die Medullarwülste allmählich niedriger und verstreichen in kurzer Entfernung vor dem Urmund, der als ein schmaler, kurzer Längsspalt an der Grenze zur ventralen Fläche bemerkt wird (Taf. XII, Fig. 7 u).

Ueber die Veränderungen, welche währenddem im Innern des Eies am Entoblast und Mesoblast eintreten, belehren uns die einer Serie von Querschnitten entnommenen Figuren 3—6 der Tafel XIV. Dieselben schliessen sich dem zuletzt beschriebenen Stadium (Taf. XIV, Fig. 1—2) an, auf welchem wir unter der Rückenrinne einen flachen Streifen von Cylinderzellen (Enc) und zu beiden Seiten derselben die beiden Blätter des Mesoblasts und den Darm-Entoblast (End) angetroffen hatten.

In den verschiedenen Regionen des Ektoblasts haben jetzt die Zellen, welche früher gleichmässig cylindrisch waren, einen abweichenden Charakter angenommen. Ventral und seitwärts haben sie sich abgeflacht und stellen eine einfache Lage kleiner, cubischer Gebilde dar; dorsalwärts dagegen ($N-N$) sind sie noch mehr in die Länge gewachsen und sind zu langen Cylindern und Spindeln geworden, die gewöhnlich in der Weise alternirend stehen, dass die einen ihr verbreitertes Ende nach dem Mesoblast, die anderen nach der freien Oberfläche gewandt haben. Dem entsprechend sind auch ihre Kerne bald oberflächlicher, bald tiefer gelegen. An den Rändern der verdickten Epithelpartie oder der Medullarplatte beginnt sich der Ektoblast in zwei Falten (Taf. XIV, Fig. 5—6 $N. N.$) zu legen, welche wir bei Betrachtung von der Fläche als Medullarwülste beschrieben haben. Am Faltenrand geht das abgeplattete und das verdickte Epithel in einander über,

indem das äussere Blatt der Falte aus cubischen, das innere aus verlängerten Zellen besteht.

Die Rückenrinne, eine unbedeutende Vertiefung in der Längsaxe, ist unscheinbarer geworden, als in der vorausgegangenen Periode. Unter ihr ist der Chordaentoblast in Umwandlung begriffen. Während er sich vordem als ein flach ausgebreiteter Streifen cylindrischer Zellen (Taf. XIV, Fig. 1 u. 2 *Enc*) zwischen die paarigen Mesoblastmassen einschob, ist er jetzt zu einer in das Darmlumen geöffneten Halbrinne geworden, wodurch sein Querdurchmesser entsprechend verringert worden ist (Taf. XIV, Fig. 3 *Enc*). Die convexe äussere Fläche der Rinne grenzt theils an die Medullarplatte an, welche zu ihrer Aufnahme unter der Rückenrinne (*t*) eine kleine Vertiefung zeigt, und ist vielleicht die Ursache, warum die Rückenrinne sich abgeflacht hat, theils grenzt sie links und rechts an den Mesoblast. Ueberall ist sie von den benachbarten Zellenlagen durch einen scharfen Contour getrennt, bis auf ihre Ränder, wo die Abgrenzung fehlt.

In Folge der rinnenförmigen Umbildung des Chordaentoblasts sind die beiden Blätter des Mesoblasts (Me^2 u. Me^1) und die grossen Dotterzellen des Darmentoblasts (*End*) mehr nach der Mittellinie an einander gerückt, wo sie auf die Seitenwände und die freien Ränder der Chordarinne stossen. Das ist die kritische Stelle, an welcher ein Zusammenhang der beiden mittleren Keimblätter mit dem Darmentoblast und mit dem Chordaentoblast auch auf dem vorliegenden Stadium und zwar in folgender Weise noch deutlich nachgewiesen werden kann. Die am Grund der Rinne hoch cylindrischen Chordazellen werden nach den Rändern zu niedriger und setzen sich an denselben in eine einfache Lage cubischer Zellen fort, welche der äusseren Fläche der Chordarinne anliegen und in das parietale Blatt des Mesoblasts (Me^2) weiter verfolgt werden können. Wir erhalten somit dasselbe Resultat, zu welchem wir auch beim Studium der zweiten Entwicklungsperiode geführt wurden, dass Chordaentoblast und parietaler Mesoblast eine einzige Zellschicht repräsentiren, deren mittlerer Theil nach dem Urdarm zu frei liegt und hier in ein Cylinderepithel umgewandelt ist. Die Chordarinne selbst aber ist auf eine doppelte Faltenbildung zurückzuführen. Wie im Ektoblast zu beiden Seiten der Medullarplatten sich die Medullarwülste erheben, von denen das äussere Blatt sich aus kleinen cubischen Zellen und das innere Blatt sich aus cylindrischen Elementen zusammensetzt, so sind auch in der als einheitlich nachgewiesenen Zellschicht zwei

kleine Falten entstanden, welche unmittelbar neben einander gelegen eine schmale Rinne zwischen sich fassen und nach der Rinne zu aus cylindrischen, nach aussen aus cubischen Zellen bestehen. Wir wollen sie fortan zur rascheren Verständigung als Chordafalten bezeichnen. An das äussere Blatt derselben lagern sich der viscerele Mesoblast (Taf. XIV, Fig. 3 *Me*¹) und der Darmentoblast (*End*) an und gehen hier in der schon oben beschriebenen Weise in einander über, die beiden Darmfalten erzeugend.

Wenn unsere Beschreibung der Figur 3 die richtige ist, dann haben wir das interessante Verhältniss vor uns, dass an der Decke des Urdarms im Ganzen zwei Paar Falten, die beiden Chorda- und die beiden Darm-Falten sich treffen und mit ihren Rändern fest zusammengelegt sind. Zu beachten ist hierbei eine Erscheinung, welche man auch in der Entwicklungsgeschichte anderer Thiere sowohl beim Studium von lebenden durchsichtigen Objecten als auch von Schnitten beobachten kann, dass die Contouren zwischen zwei Blättern einer Falte stets viel schärfere und deutlichere sind, als zwischen zwei mit ihren freien Flächen zusammengepressten Zellenlagen. Ektoblast und parietaler Mesoblast und ebenso viscerele Mesoblast und Darm-Entoblast sind besser von einander abgesetzt als die beiden mittleren Keimblätter. Es erklärt sich dies aus der Art und Weise, wie epitheliale Zellen an einander gefügt sind. Die basalen Enden schliessen immer fester zusammen und stellen eine glattere Grenzfläche dar, als die bald mehr, bald minder als kleine Höcker vorspringenden peripheren Enden.

Die weiteren Veränderungen bis zur Bildung der Chorda sind an den Figuren 4—6 zu sehen. In Figur 4 ist die Chordarinne noch mehr vertieft und verengt und von zwei Wänden begrenzt, die nach der Medullarplatte zu unter einem spitzen Winkel zusammenstossen. Die beiden Darmfalten sind mit ihren freien Rändern nach der Mittellinie zu vorgewachsen. Der auf dem vorhergehenden Schnitt beschriebene Zusammenhang der einzelnen Blätter ist jetzt undeutlicher geworden; einerseits fügt sich das viscerele Blatt des Mesoblasts unmittelbar an den zur Seite der Chorda gelegenen Theil des parietalen Mesoblasts, andererseits grenzen die äussersten Dotterzellen des Darmentoblasts gleich an den Chordaentoblast an.

Auf einem der nächsten Schnitte (Fig. 5) ist die Rinnenbildung verschwunden, indem die medialen Blätter der beiden Chordafalten sich fest zusammen gelegt und so einen soliden

runden Zellenstab, die Chorda (*ch*), gebildet haben. Die ursprünglich cylindrischen Zellen haben bei diesen Lageveränderungen sich in ihrem Aussehen verändert und eine mehr cubische und unregelmässige Form angenommen. Ferner ist die Chordaanlage, welche früher das Dach des Urdarms herstellte, jetzt von der Begrenzung desselben, da sich die beiden Hälften des Darmentoblasts fast bis zur Berührung genähert haben, bis auf einen schmalen Spalt ausgeschlossen. Gleichzeitig haben die beiden mittleren Keimblätter ihren früheren Zusammenhang sowohl mit dem Darmentoblast als auch mit dem Chordaentoblast vollständig aufgegeben, und anstatt dessen ist auf jeder Seite der Chorda das viscerele mit dem parietalen Blatt in Verbindung getreten. Die Chorda ist daher in Figur 5 sowohl nach der Medullarplatte, als auch nach den seitlichen Mesoblastmassen, dagegen nicht nach dem Darmentoblast (*End*) und dem Darm (*dh*) zu deutlich und scharf contourirt.

Auf dem nächsten Schnitt Fig. 6 ist die Sonderung auch hier erfolgt. Die beiden Hälften des Darmentoblasts (*End*) sind in der dorsalen Mittellinie verwachsen und haben die Chorda (*ch*), die nun eine untere deutliche Contour aufweist, vom Darmlumen (*dh*) ganz ausgeschlossen. Letzteres ist ringsum von Dotterzellen umgeben, die durch ihre Grösse sich von den Nachbarzellen unterscheiden.

Damit hat eine Reihe wichtiger Entwicklungsvorgänge ihren Abschluss gefunden; während am Ende der zweiten Periode noch die beiden Blätter des Mesoblasts, Chorda und Darmanlage, continuirlich in einander übergingen und gemeinsam an der Begrenzung des Darms Theil nahmen, ist jetzt eine vollständige Sonderung eingetreten; Chorda, Darmrohr und die beiden Mesoblaststreifen sind selbständige Organe geworden.

Wenn wir auf die Veränderungen in der dritten Entwicklungsperiode zurückblickend nach den Processen fragen, durch welche die verschiedenen Bilder hervorgerufen worden sind, so glauben wir auch hier wie schon in dem vorhergehenden Capitel den Schlüssel zum Verständniss in der Faltenbildung gefunden zu haben. Alle Veränderungen erklären sich uns theils aus einer Fortsetzung der Faltenbildungen, welche bereits in der zweiten Periode entstanden waren, theils aus der Bildung und Verwachsung der zwei neu hinzutretenden Chordafalten. Die an einer Schnittserie genau geschilderten Entwicklungsvorgänge werden wir dann am besten in folgender Weise zusammenfassen können, wobei wir uns die beiden mittleren Keim-

blätter von einander gezogen und durch einen kleinen Spaltraum getrennt denken wollen.

Am Anfang der dritten Periode sind die beiden Ränder der Darmfalten, durch welche der Urdarm in einen Mittelraum und zwei seitliche Divertikel abgetheilt worden ist, an dem Rücken des Embryo durch eine ziemlich weite Lücke geschieden, an welcher ein Streifen cylindrischer Zellen, der Chordaentoblast, die Decke des Mittelraums bildet. Dann aber wachsen die Ränder der beiden Darmfalten, an welchen Darmentoblast und viscerales Blatt des Mesoblasts zusammenstossen, einander entgegen und gleichzeitig entwickeln sich die zwei kleinen Chordafalten an der Stelle, wo der Chordaentoblast und die parietalen Blätter des Mesoblasts ursprünglich in einander übergingen. Alle vier Falten treffen sich nach einiger Zeit, indem sie medianwärts vorwachsen, in der dorsalen Mittellinie und verschmelzen hier. Die inneren Blätter der beiden Chordafalten (der Chordaentoblast) erzeugen einen soliden Zellenstab, die Chorda, und lösen sich hierbei von den äusseren Blättern ab, welche die eingefalteten Theile des parietalen Mesoblasts sind; diese dagegen verbinden sich zu beiden Seiten der Chorda mit den dorsalen Rändern der visceralen Mesoblastblätter, welche nun auch ihrerseits gleichzeitig den Zusammenhang mit dem Darmentoblast aufgeben. Der Darmentoblast endlich oder das innere Blatt der Darmfalte verlöthet mit demjenigen der entgegengesetzten Seite. Mit anderen Worten, die drei aus dem Urdarm entstandenen Räume, welche ursprünglich am Rücken des Embryo in Communication stehen, werden in der dritten Periode der Entwicklung gesondert und in den bleibenden Darm und die beiden Coelomsäcke zerlegt und es werden jetzt Mesoblast und secundärer Entoblast überall deutlich unterscheidbar. Somit haben wir in dem Schluss des bleibenden Darms an der Rückenseite, in der Abschnürung der beiden Mesoblastsäcke vom Entoblast und in der Genese der Chorda dorsalis aus dem Chordaentoblast Processe kennen gelernt, die auf das Innigste mit einander verknüpft sind.

In der hier gegebenen Darstellung und Deutung finde ich mich mit meinen Vorgängern nur zum Theil im Einklang. Scott und Osborn haben zuerst bei den Tritonen die Thatsache festgestellt, dass die Chorda sich aus der Schicht cylindrischer Entoblastzellen an der Decke des Urdarms entwickelt, ihre Darstellung im Einzelnen wird aber dadurch eine abweichende, dass sie den Mesoblast als eine völlig gesonderte Zellenmasse beschreiben und

daher die Chordaanlage, wie schon oben erwähnt wurde, vom parietalen Blatt getrennt sein und in den Darmentoblast continuirlich übergehen lassen. Das ist ein sehr bedeutsamer Differenzpunkt, welcher zu einer ganz anderen Auffassung des embryonalen Processes führt. Die Genese der Chorda geschieht denn auch nach Scott und Osborn in der Weise, dass die vollständig isolirten Mesoblastmassen von der Seite nach der Mittellinie vorwachsen und dadurch die Schicht der Cylinderzellen zusammendrängen. Diese faltet sich ein, bis die Wände der Rinne sich treffen und ein solider Stab mit radial angeordneten Zellen gebildet worden ist. Der Stab gibt nun seine Verbindung mit dem Darmentoblast auf, nimmt aber noch eine Zeit lang an der oberen Begrenzung des Darms Theil. Erst später kommen unter ihm die Darmzellen zur Vereinigung, indem sie von der Seite nach Innen vorrücken. Auch die Abbildungen, welche die genannten Forscher gegeben haben (Taf. IV, Fig. 5, 6, 7), weichen von den meinigen nicht unwesentlich ab.

Bambecke bestätigt in seiner vorläufigen Mittheilung die Angaben von Scott und Osborn hinsichtlich der Entwicklung der Chorda dorsalis und beschreibt eine geringfügige Abänderung bei *Triton alpestris*, die darin besteht, dass der Chordaentoblast als eine Leiste in den Urdarm hinein vorragt (saillie notocordale).

Die vierte Periode.

Die vierte Periode in der Entwicklung des Mesoblasts umfasst die Bildung und das Wachsthum der Ursegmente oder Urwirbel bis zur Differenzirung der Körpermuskulatur. Während derselben sehen wir äusserlich am Ei sich folgende Veränderungen abspielen:

Es beginnen die Medullarwülste von der Stelle ihres ersten Auftretens an, welche der Cervicalregion entspricht, sich mehr empor zu heben und dabei einander entgegen zu wachsen (Taf. XII, Fig. 8 N). Infolge dessen nimmt jetzt die von den Wülsten umgebene Anlage des Nervensystems, wie Bambecke ganz passend bemerkt hat, die Form einer Lyra oder Guitarre an. Die eingeschnürte Stelle der Lyra bezeichnet die Halsgegend, an welcher die Hirn- und die Medullarplatte (*H* u. *M*) in einander übergehen. An etwas älteren Embryonen nähern sich die emporwachsenden Wülste mit ihren Rändern und zwar am raschesten in der Cervicalgegend und der nach rückwärts angrenzenden Partie, während sie am Kopfende noch weit aus einander stehen. So kommt das auf

Taf. XII, Fig. 9 dargestellte Bild zu Stande. Am Kopfende umschliessen die stark hervorspringenden Wülste die Hirnanlage (*H*), ein rundes Feld, das gegen früher sich ein wenig verkleinert hat, und nach wie vor durch das vordere Ende der Rückenrinne in eine linke und rechte Hälfte getheilt ist. Am hinteren Ende der noch weit geöffneten Hirnanlage sind sich die Wülste fast bis zur Berührung genähert und begrenzen eine Strecke weit eine tiefe Medullarfurche (*M*), um dann nach dem Urmund zu mehr auseinander zu weichen und sich allmählich abzuflachen.

Später (Taf. XII, Fig. 10) stossen die Wülste auch im Bereich des Kopfes zusammen, wodurch die einst so deutliche Grenze zwischen der Anlage des Gehirns und des Rückenmarks wieder verwischt wird. Die Anlage des Nervensystems im Ganzen stellt dann einen tiefen Kanal dar, der sich nur durch einen feinen Spalt nach aussen öffnet und zwei Drittel der Eicircumferenz im Bogen umfasst. Noch später ist er geschlossen und an seinem vorderen Ende beginnen sich die einzelnen Hirnblasen zu differenziren (Taf. XII, Fig. 11 u. 12).

Während dieser Vorgänge hat der Embryo seine ursprüngliche Kugelgestalt verloren und sich etwas in die Länge gestreckt. In seiner äusseren Form macht sich ein Gegensatz zwischen Bauch- und Rückenfläche in der Weise geltend, dass die erstere fast vollkommen eben, die letztere dagegen stark gekrümmt ist (Taf. XII, Fig. 8—10). Auch in der Lage des Blastoporus (*u*) ist eine Veränderung wahrzunehmen. Während derselbe in der dritten Periode der Hirnplatte gerade gegenüber lag und daher bei Betrachtung von der Bauchseite nicht gesehen werden konnte, beginnt er allmählich vom hinteren Ende des ovalen Embryo nach abwärts und nach vorn zu rücken. War der Spalt ursprünglich vertical, so ist er jetzt horizontal gestellt. Um ihn zu sehen, muss man den Embryo von seiner Bauchseite aus betrachten (Taf. XII, Fig. 10*u*). Es findet also eine langsame Verschiebung des Urmundes um die Eiperipherie in der Weise statt, dass an der Rückenfläche des Embryo sich sein Abstand von der Hirnanlage vergrössert, während er sich ventral ihrem vorderen Rande nähert (Fig. 10—12). Gleichzeitig verlängert sich durch Rückwärtswachsen der Medullarwülste das Nervenrohr und nimmt einen immer grösseren Theil der Eiperipherie ein. In Folge dessen gewinnt der Rücken des Embryo ein bedeutendes Uebergewicht über die Bauchfläche, unter welcher wir die zwischen Gehirn und Blastoporus gelegene Strecke begreifen wollen (Fig. 10—12).

Die hier beschriebenen Vorgänge erinnern an die Wachsthumsercheinungen der meroblastischen Eier. Hier wie dort vergrößert sich der embryonale Körper an seinem hinteren Ende, indem der Urmund nach rückwärts wandert und in demselben Maasse, als er sich von vorn schliesst, die Medullarwülste ihm nach rückwärts nachfolgen.

Von den ältesten zur Darstellung gelangten Stadien (Fig. 11 u. 12) ist endlich noch zu erwähnen, dass die nächste Umgebung des Urmunds, wenn dieser ventralwärts nur noch durch einen geringen Abstand vom Vorderhirn entfernt ist, in der Form eines kleinen Kegels, dessen Spitze nach vorn gerichtet ist, über die Eioberfläche hervortritt.

Um in die inneren Gestaltungsvorgänge einen Einblick zu gewinnen, sind wieder quere, sagittale und frontale Schnitte erforderlich. Sie zeigen uns, dass nach vollständiger Abschnürung der Chorda die beiden Blätter des Mesoblasts aus einander weichen und das Coelom als einen schmalen Spalt zwischen sich hervortreten lassen (Taf. XIV, Fig. 6 u. 7 c). Ein solcher erscheint indessen nur zu beiden Seiten der Chorda, während weiter ventralwärts und ebenso nach dem Blastoporus zu die beiden Zellschichten noch fest an einander haften. Das Auseinanderweichen der letzteren hängt offenbar mit der Bildung der Medullarrinne zusammen. Es faltet sich nämlich die breite Medullarplatte in der Weise ein, dass ihr mittlerer, über der Chorda gelegener Theil seine ursprüngliche Lage beibehält, die seitlichen Theile dagegen nach aussen über das ursprüngliche Niveau der Kugeloberfläche des Eies hervortreten, indem sie mit den angrenzenden Parteen des Hornblatts zwei Falten oder Wülste bilden (Taf. XIV, Fig. 7). In demselben Maasse als sich so die seitlichen Theile der Medullarplatte von dem Darmentoblast entfernen, folgt ihnen auch das angrenzende parietale Blatt des Mesoblasts nach, hebt sich vom visceralen Blatt ab, tritt in die Basis der Medullarwülste ein und füllt eine flache Rinne zwischen Medullarplatte und Hornblatt aus. Bis in die Spitze der Falte dringt das mittlere Keimblatt jedoch nicht mit ein, da hier die beiden Faltenblätter des Ektoblasts fest zusammen schliessen.

In Folge dieses Vorgangs erhält die zu beiden Seiten der Chorda gelegene Partie des Mesoblasts vier Begrenzungsflächen, die sich theils unter rechten, theils stumpfen Winkeln treffen, eine untere, eine mediale und zwei obere. Die untere grenzt an den Entoblast, die mediale an die Chorda; von den beiden oberen Flä-

chen, die unter einem stumpfen Winkel zusammenstossen, lagert die eine der Medullarplatte, die andere dem Hornblatt an, beide bilden über dem Coelomspalt eine Art Dach, dessen Firste in die Basis der Medullarwülste hineinspringt. Der so begrenzte Theil des mittleren Keimblatts entspricht der Urwirbelplatte der amnioten Wirbelthiere, er unterscheidet sich von ihr dadurch, dass er von Anfang an eine Höhlung besitzt, die weiter nichts als der mediale erweiterte Theil des primären Coeloms ist und von einer einfachen Lage cubischer Zellen, einem Epithel, ausgekleidet wird.

Die Differenzirung der Urwirbel oder, wie wir besser und richtiger sagen sollten, der Ursegmente, macht sich sehr frühzeitig, wenn noch die Medullarwülste weit aus einander stehen, bemerkbar; der Process beginnt in der Cervicalregion und dehnt sich von hier allmählich nach dem Schwanzende zu aus, wo noch längere Zeit nach Verschluss des Medullarrohrs die Urwirbelplatten sich ungesondert erhalten, während nach vorn schon zahlreiche Ursegmente angelegt sind. Um ihre Entstehung kennen zu lernen, betrachten wir zunächst eine Serie von Querschnitten durch einen Tritonembryo mit noch weit aus einander stehenden Medullarwülsten.

Auf der linken Seite der Figur 7 (Taf. XIV) communicirt die Höhle der Urwirbelplatten mit dem seitlichen Theil der Coelomspalten nicht mehr, weil die beiden Blätter des Mesoblasts sich eine kleine Strecke weit fest zusammengelegt haben. Auch bemerkt man in dieser Gegend, dass sich die Urwirbelplatten durch eine dorsale und ventrale Furche (*) seitlich abzugrenzen beginnen. Die Furchen sind dadurch entstanden, dass sich der parietale Mesoblast vom Hornblatt und der viscereale vom Entoblast etwas abgehoben haben, demgemäss in den Coelomspalt vorspringen und sich mit den abgehobenen Theilen zusammengelegt haben. Das heisst mit anderen Worten: Parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts haben zwei kleine Falten gebildet, die einander entgegengesetzt von oben und unten in das Coelom hineinwachsen, mit ihren Rändern sich sogleich treffen und dadurch die Höhlungen der Ursegmentplatte seitlich abgrenzen.

Auf einem der nächsten Schnitte ist das Bild verändert (Taf. XV, Fig. 7). Zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) liegt jetzt eine solide Zellenmasse, die dorsal und ventral durch eine kleine Einkerbung (*) sich lateralwärts absetzt.

Auf einer Serie von Schnitten erscheinen nun die Ursegmentplatten bald als solide Körper, bald mit einem Hohlraum im Inneren. . Sagittale Schnitte geben uns eine Erklärung für diese in

wechselnder Folge wiederkehrenden Befunde (Taf. XV, Fig. 2). Sie lehren uns, dass die Platten von der Cervicalregion an in eine Reihe hinter einander gelagerter Ursegmente zerfallen sind, deren Zahl mit dem Alter des Embryo zunimmt. Bei einem Embryo mit weit entfernten Medullarwülsten sind ihrer zwei vorhanden, bei einem anderen mit geschlossenem Nervenrohr eine grosse Anzahl. Jedes Ursegment ist ein längliches, rings geschlossenes Säckchen, dessen Wandung aus einer einfachen Lage cubischer Zellen besteht und eine enge Höhle (c^1) im Inneren umschliesst. Auf einem Längsschnitt stossen die vorderen und hinteren Wände der Säckchen fast unmittelbar an einander und lassen nur einen schmalen Spaltraum zwischen sich frei. Je nachdem auf einer Serie von Querschnitten die vordere und hintere Wand oder die Mitte eines Säckchens getroffen worden ist, erklären sich die oben beschriebenen Bilder (Taf. XIV, Fig. 7. Taf. XV, Fig. 7).

In welcher Weise sind die Säckchen aus den Ursegmentplatten gebildet worden? Um diesen Process festzustellen, betrachten wir den Längsschnitt (Taf. XV, Fig. 2), welcher uns nach dem Kopfbende zu deutlich abgegrenzte Ursegmente und nach hinten die noch ungetheilte Platte zeigt. An letzterer ist ein Ursegment eben in Bildung begriffen! In einiger Entfernung von ihrer vorderen Wand ist an der oberen und unteren Fläche je eine kleine Quersfurche (*) entstanden, durch welche ein vorderer Theil, der die Länge eines Säckchens hat, von der übrigen Platte abgegrenzt wird. Die spaltförmigen Höhlungen in beiden Theilen stehen gleichfalls nicht mehr in Zusammenhang, da an der Stelle der beiden Furchen das parietale und das viscerele Blatt des Mesoblasts verlöthet sind. Also auch hier sehen wir wie an den Querschnitten die beiden mittleren Keimblätter sich einerseits vom Ektoblast, andererseits vom Entoblast abheben und in Falten legen, welche in den Coelomspalt vordringen. Denken wir uns den in seinem Beginn beobachteten Process jetzt nur noch weiter fortgesetzt; lassen wir die Spalten zwischen den Blättern der zwei kleinen Falten sich entgegen dringen und, indem sie die verlöthete Zellenmasse der Faltenränder durchschneiden, zu einem einfachen Querspalt verschmelzen, so erhalten wir ein fertiges Säckchen. Aus den vorderen Faltenblättern geht die hintere Wand des neugebildeten Ursegments, aus den hinteren Faltenblättern die vordere Wand der Ursegmentplatte hervor.

Hinsichtlich der weiteren Entwicklung der Ursegmente verweise ich auf die Figuren 8 und 9 der Taf. XIV. Das eine Quer-

schnittsbild (Fig. 8) rührt von einem Embryo her, bei welchem sich das Nervenrohr (*N*) eben geschlossen hat und nach aussen vom Hornblatt überzogen wird. Das Ursegment mit seiner Höhle (*c*¹) ist durch einen Spalt lateralwärts vom übrigen Theil des mittleren Keimblatts, dem Haut- und Darmfaserblatt, scharf abgegrenzt, im Vergleich zu früheren Stadien hat es an Höhe zugenommen, indem seine beiden oberen in einer Firste zusammenstossenden Begrenzungsflächen sich zwischen Nervenrohr und Hornblatt weiter hineingeschoben haben. In noch höherem Maasse ist dies auf dem zweiten Querschnittsbild der Fall (Fig. 9), welches uns die Ursegmente auf der Höhe ihrer Entwicklung vor Eintritt der histologischen Differenzirung zeigt. Es sind beinahe cubische Körper, deren Höhe der Breite ziemlich gleich kommt, mit einer weiten Höhle (*c*¹) im Inneren. Die mediale Fläche grenzt an Chorda und Nervenrohr, die laterale an den seitlichen Theil des mittleren Keimblatts, die untere an den Dotter, die obere an das Hornblatt. Von den Ursegmenten ist das Nervenrohr noch weiter umwachsen worden; denn während in der Figur 8 noch die ganze obere Hälfte, wird in der Figur 9 nur noch ein Drittel seiner Circumferenz vom Hornblatt unmittelbar bedeckt.

Eine weitere Ergänzung findet endlich unsere Vorstellung von dem Bau und der Lagerung der Ursegmente durch Betrachtung eines Frontalschnittes, der durch den Rücken eines älteren Embryo hindurchgelegt wurde (Taf. XV Fig. 14). Durch die Mitte der Figur verläuft die Chorda dorsalis (*ch*), auf beiden Seiten begrenzt von den Ursegmenten, die nahezu eine quadratische Form besitzen und nach aussen vom Hornblatt überzogen werden. Die Ursegmente beider Seiten entsprechen einander genau in ihrer Stellung zur Chorda. Ihre vorderen und hinteren Wände stehen nicht quer, sondern etwas schräg zu ihr in der Weise, dass die entsprechenden Wände beider Seiten zusammen einen nach hinten geöffneten stumpfen Winkel beschreiben. So leitet sich jetzt schon das schräge Wachsthum der Ursegmente ein, welches auf späteren Stadien immer mehr zunimmt und die für Fische und Amphibien charakteristische Anordnung der Myomeren bedingt.

Während der verschiedenen Stadien unserer vierten Periode sind die Elemente, welche die einzelnen unterscheidbaren Theile zusammensetzen, in Form und Grösse immer unähnlicher geworden. Die Zellen des Hornblatts haben sich abgeflacht zu dünnen Plättchen, die am Rücken in zwei Schichten, ventralwärts dagegen in einer einzigen Schicht angeordnet sind. Die Zellen des Ner-

venrohrs sind hohe, keilförmige Gebilde, welche eine breite Endfläche bald nach aussen, bald nach innen dem Centralcanal zukehren. Die Wandungen des letzteren sind anfänglich gleichmässig dick (Taf. XIV Fig. 8), später übertreffen die Seitenwandungen an Dicke die vordere und hintere Wand, welche zur Commissura anterior und posterior wird (Taf. XIV Fig. 9). Die Zellen der Ursegmente sind dadurch ausgezeichnet, dass sie im Laufe der Entwicklung an Länge bedeutend zunehmen. Aus cubischen Gebilden (Taf. XIV Fig. 6 u. 7) wachsen sie zu langen Cylindern mit grossen, ovalen Kernen heran, welche in einfacher Schicht die Höhle (c^1) des Ursegments als ein wohl ausgebildetes Cylinder-epithel umgeben (Taf. XIV Fig. 8 u. 9. Taf. XV Fig. 14 u. 13). Sie gerathen hierdurch in einen ausgesprochenen Gegensatz zu den Zellen der 2 übrigen mittleren Keimblätter, welche sich währenddem in entgegengesetzter Richtung umwandeln, ihre cubische Form verlieren und mehr abgeplattet werden (Taf. XIV Fig. 7—9).

Auch die Chordazellen haben bedeutende Veränderungen erfahren. Anfänglich cylindrisch (Taf. XIV Fig. 1—4), dann spindelig gestaltet und in radiärer Richtung um die Längsaxe der Chorda angeordnet (Fig. 5—7), haben sie sich auf unserem letzten Stadium zu dünnen, mehr oder minder vollständigen Scheiben abgeplattet, welche ihren Kern ziemlich genau in der Mitte führen. Die Scheiben sind wie die Stücke einer Geldrolle hinter einander geschichtet und werden nach aussen durch eine feine Membran, die erste Spur der Chordascheide, von den umgebenden Theilen getrennt (Taf. XV, Fig. 14 u. 8). In ganz derselben Weise lässt neuerdings auch Kupffer in seiner Entwicklungsgeschichte des Herings¹⁾ die Chorda dorsalis der Teleostier auf frühen embryonalen Stadien gebaut sein.

Die Zellen des Darmkanals endlich sind grosse, polygonale Gebilde, welche unterhalb der Chorda nur einen kleinen Hohlraum, nach vorn aber die geräumige Kopfdarmhöhle begrenzen (Taf. XIV Fig. 7—9 *dh*). Alle Elemente des Embryo's ohne Ausnahme sind noch dicht mit Dotterkörnern erfüllt, wie dies zum Beispiel an den bei starker Vergrösserung gezeichneten Chordazellen und cylindrischen Zellen der Ursegmente (Taf. XV Fig. 8 u. 13) zu sehen ist.

¹⁾ Kupffer, C., Laichen und Entwicklung des Ostsee-Herings, Jahresbericht der Commission zur wissenschaftlichen Untersuchung der Deutschen Meere. Berlin 1878.

Literatur. In der Arbeit von Scott und Osborn finden sich Abbildungen von Querschnitten durch die Urwirbelpplatten und die abgeschnürten Ursegmente; dagegen fehlen über den Modus ihrer Entstehung im Text nähere Angaben. Auch Bambeke berührt in seiner vorläufigen Mittheilung diese Verhältnisse nicht näher.

Die im 4. Abschnitt erhaltenen Resultate lassen sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen: die Ursegmente entwickeln sich aus den beiden Coelomsäcken durch einen sich vielfach successive wiederholenden Faltungsprocess, welcher in der Cervicalregion des Embryos beginnt und nach dem Schwanzende zu langsam fortschreitet. Es legt sich die epitheliale Wand des Coeloms, wo sie an Chorda und Medullarplatte angrenzt, in Querfalten, so dass eine Reihe hinter einander gereihter hohler Divertikel, welche lateralwärts noch durch eine Oeffnung mit dem Coelomsack eine Zeit lang communiciren, gebildet wird. Später schnüren sich die Divertikel vollständig ab und stellen dann kleine, zu beiden Seiten der Chorda gelegene Säckchen dar. Die Ursegmenthöhlen sind demnach weiter nichts als abgeschnürte Theile des primären Coeloms, ihre Wandungen bestehen aus Epithelzellen, welche vom Coelomepithel abstammen.

5. Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus während der dritten und vierten Periode.

In den vorhergehenden zwei Capiteln haben wir Schritt für Schritt die Veränderungen verfolgt, welche zur Differenzirung der Chorda und der Urwirbel führten; dabei haben wir andere Veränderungen, welche sich an denselben Embryonen in der Umgebung des Blastoporus abspielen, unberücksichtigt gelassen, um nicht die Darstellung der fortschreitenden Entwicklung des Mesoblasts zu stören.

In der Umgebung des Blastoporus nämlich beobachtet man bei Embryonen vom Anfang des dritten bis zum Ende des vierten Stadiums und selbst bei noch älteren Embryonen, dass der Entwicklungsprocess, welcher zur ersten Anlage des mittleren Keimblattes geführt hat, auch später noch ohne Unterbrechung geraume Zeit fort dauert, und so kann man auf Durchschnitten Bilder erhalten, welche den Bildern unseres zweiten Entwicklungsstadiums entsprechen. Wenn man dann vom Blastoporus aus nach vorn in der Untersuchung von Schnittserien fortschreitet,

lernt man an ein und demselben Embryo, bei welchem in der Cervicalregion schon zahlreiche Urwirbel wohl ausgebildet sind, nur in wenig modificirter Weise alle die verschiedenen Differenzirungsprocesse des Mesoblasts kennen, welche im dritten und vierten Kapitel von verschieden weit entwickelten Eiern beschrieben wurden.

Die holoblastischen Eier gleichen hierin den meroblastischen auch in jeder Beziehung. Bei beiden beginnt die Differenzirung am Kopfe des embryonalen Körpers und schreitet von hier langsam nach hinten weiter. Während vorn bereits die Urwirbel sich histologisch umwandeln, bleibt hinten noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen, durch deren Vermittlung das Längenwachsthum des Körpers in analoger Weise, wie bei den Anneliden durch die Wucherungszone der Mesoblaststreifen bewirkt wird.

Dem Studium der Neubildungszone sei jetzt noch das fünfte Kapitel unseres Aufsatzes ausschliesslich gewidmet. Mit Schnitten durch den Blastoporus beginnend, wollen wir nach vorn fortschreiten und so die sich hier vollziehende weitere Differenzirung der Mesoblastanlagen untersuchen.

Bei Anfertigung der Schnitte ist es jetzt noch schwieriger als früher, in der Zone, die man gerade studiren will, die Keimblätter senkrecht zu ihrer Oberfläche zu durchschneiden. Da der Urmund, wie schon früher erwähnt wurde, seine Lage an der Eiperipherie verändert, indem er sich dem Vorderrand des sich abschnürenden Gehirns successive nähert, wird dem entsprechend auch die Schnittrichtung je nach dem Alter der Eier variiren müssen.

Taf. XIII Fig. 8, Taf. XIV Fig. 10, Taf. XV Fig. 9 stellen Schnitte durch den Urmund verschieden alter Embryonen dar. Der erste Schnitt ist in frontaler Richtung durch ein Ei hindurchgeführt, auf dessen Rückenfläche sich die Medullarwülste zu erheben beginnen und die Medullarplatte noch sehr breit ist, wie auf den in Fig. 7 und 8 der Taf. XII abgebildeten Stadien. Dem Urmund (*u*) gegenüber am Kopfpol des Eies ist der Ektoblast zur Hirnplatte (*N*) verdickt. Dieselbe besteht aus hohen cylindrischen Zellen und setzt sich links und rechts durch eine sanfte Einschnürung gegen die mehr cubischen Elemente der Epidermis ab. An die Hirnplatte grenzt unmittelbar eine einfache Schicht grosser cubischer Entodermzellen, das Epithel der auf dem Frontalschnitt halbmondförmig erscheinenden Kopfdarmhöhle (*dh*²), deren entgegengesetzte Wand die Dottermasse ist. Diese füllt die

ganze Mitte des Eies mit ihren ovalen, deutlich von links nach rechts quergestellten Zellen aus und schiebt sich als ein Wall zwischen den weiten Kopfdarm und den kleineren am Blastoporus gelegenen Theil der Darmhöhle hinein (*dh*¹). Der Blastoporus (*u*) erscheint als ein schmaler Gang zwischen den verdickten seitlichen Urmundlippen (*ls*), an welchen sich der Ektoblast in den aus 3—4 Zellenlagen bestehenden Entoblast umschlägt.

Von den Urmundlippen (*ls*) aus nehmen die beiden Mesoblaststreifen ihren Ursprung, dringen zwischen Dottermasse und Epidermis bis zum Kopfpol vor und enden links und rechts von der Kopfdarmhöhle an der Stelle, wo sich die Hirnplatte von ihrer Umgebung durch zwei Furchen abgesetzt hat. Sie sind vom Dotter und vom Ektoblast mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit durch einen schmalen Spaltraum getrennt, nur nicht in der Umgebung des Blastoporus und der Urdarmhöhle; hier werden die beiden Mesoblaststreifen, während sie anderen Orts aus zwei Lagen kleiner ovaler Zellen bestehen, drei bis vier Zellenlagen dick und gehen, indem sie in zwei Blätter auseinander weichen, einerseits in den Entoblast (*En*) der Urmundlippen, andererseits in die Dottermasse über, welche die vordere Wand der Urdarmhöhle bildet. An der Uebergangsstelle jederseits sind die grossen Dotterschollen wieder in einen Haufen kleinerer Zellen zerfallen, eine Wucherungszone darstellend.

Aehnliches lehren die Schnitte durch ältere Embryonen, deren Nervenrohr sich zu schliessen beginnt (Taf. XIV Fig. 10 u. 12). In Figur 10 ist das hinterste Ende des Urmundes getroffen. In denselben dringt von der Dottermasse eine kleine zipfelförmige Verlängerung als Dotterpfropf (*d*) hinein, die kleine Urdarmhöhle fast vollständig ausfüllend. Von der Anlage eines mittleren Keimblattes ist noch nichts wahrzunehmen. Die seitlichen Urmundlippen sind verdickt und aus kleinen Zellen zusammengesetzt; ihr inneres Blatt oder der primäre Entoblast (*En*) hängt unmittelbar mit der Dottermasse zusammen, deren Elemente in der Umgebung des Urdarms wieder in Wucherung begriffen sind. Denn man sieht nach dem Urdarm zu die grossen ovalen Dotterschollen allmählich kleiner werden und so in mehrere Lagen von Zellen übergehen, welche in ihrer Grösse den Zellen des Entoblasts der Urmundlippen entsprechen.

Nur wenige Schnitte weiter nach vorn (Taf. XIV Fig. 12) hat sich das Bild verändert. Die seitlichen Urmundlippen haben sich in der Mittellinie fest zusammengelegt, so dass ihre Tren-

nung allein noch durch eine zarte Linie angedeutet wird, und bilden die äussere Decke des Urdarms (dh^1), der als schmaler halbmondförmig gekrümmter Spalt erscheint. In seiner Umgebung ist die Dottermasse auch auf diesem Schnitt in kleine Zellen zerfallen. Von den beiden Winkeln des Urdarms gehen kleinzellige Massen, die beiden Mesoblaststreifen (Me) aus, die sich zwischen Ektoblast und Dottermasse hineinschieben und von welchen dasselbe wie von den Mesoblaststreifen des etwas jüngeren Stadiums (Taf. XIII Fig. 8) gesagt werden kann. Sie hängen in der Umgebung des Urmundes einerseits mit dem Entoblast der Urmundlippen, andererseits mit der Wucherungszone im Dotter zusammen und sind, von dieser beschränkten Region abgesehen, allseitig von den angrenzenden Keimblättern wohl gesondert.

Sehr lehrreich ist auch die auf Tafel XV (Figur 9—10) bei schwacher Vergrösserung gezeichnete Schnittserie durch die Umgebung des Urmundes von einem noch etwas älteren Embryo, bei welchem sich das Nervenrohr in der Cervicalregion eine kleine Strecke weit geschlossen hat. Das hintere Ende des Embryo (Fig. 9) besteht aus einer kleinzelligen Masse, welche nach innen durch Uebergangszellen mit dem Dotter verbunden ist, nach aussen dagegen noch von einem besonderen dünnen Blatt, dem Ektoblast, bedeckt wird. In dieselbe ist der Urmund (u) in Form einer Rinne eingegraben, begrenzt von zwei seitlichen Wülsten, auf deren Höhe sich der Ektoblast in die Wucherungszone umschlägt. Die Rinne führt in den kleinen spaltförmigen Urdarm, der auf einem der nächstfolgenden Schnitte (Fig. 10) erscheint und nach aussen von einer mächtigen, durch Verschmelzung der seitlichen Urmundlippen entstandenen Lage kleiner Zellen bedeckt wird. Im Bereich der letzteren (der verschmolzenen Umschlagsränder) sind die beiden primären Keimblätter nicht getrennt und erst in einiger Entfernung von der Sagittalebene beginnt der Ektoblast sich als ein dünnes Blatt cubischer Zellen abzusetzen. Auch die Mesoblastanlage tritt jetzt deutlich in die Erscheinung, indem von der kleinzelligen Masse, welche ringsum den Urdarm umschliesst, zwei gleich beschaffene Streifen zwischen Dotter und Ektoblast hineinwachsen. Die Verhältnisse sind ähnlich wie auf dem Taf. XIV Figur 12 beschriebenen Schnitt.

Nachdem wir so am hinteren Ende älterer Embryonen die Fortdauer der Mesoblastentwicklung in unmittelbarer Umgebung des Blastoporus nachgewiesen haben, bleibt jetzt noch die weitere Frage zu untersuchen, in welcher Weise sich aus dem Zellenma-

terial die Chorda differenzirt und wie sich die beiden Mesoblaststreifen aus ihrem Verband mit den begrenzenden Zellenschichten des Urdarms loslösen. Alles dieses vollzieht sich in einer kleinen Uebergangszone vor dem Urmund. Wenn wir in der Betrachtung der letzten Schnittserie fortfahren, so schliesst sich an den zuletzt beschriebenen Schnitt (Taf. XV, Fig. 10), indem wir einige wenige Zwischenstufen überspringen, Figur 11 und an diese bald darauf Fig. 12 an. In beiden ist die ungetheilte Zellenmasse der Fig. 10, welche auf eine Verschmelzung der beiden seitlichen Urmundlippen zurückgeführt wurde, durch eine deutlich markirte Linie in Ektoblast und Entoblast gesondert. Der Ektoblast, der seitlich eine einfache Lage cubischer Zellen darstellt, ist in der Mittellinie auf 3—4 Lagen verdickt und auf seiner Aussenfläche mit einer von niedrigen Wülsten umgebenen Längsfurche versehen, welche nach vorn in das Nervenrohr übergeht; nach innen springt er in Folge dessen kielartig vor und wölbt den Entoblast in den Urdarm hinein, der, sichelförmig gestaltet, seine Concavität der Ektoblastverdickung zukehrt. In letzterer haben wir die Anlage des Nervensystems vor uns mit der Medullarfurche und den beiden Medullarwülsten, welche am hinteren Ende älterer Embryonen mehr abgeflacht, mehr zusammengedrängt und überhaupt weniger entwickelt sind, weil von vorn herein der als Medullarplatte zu bezeichnende Zellestreifen schmäler angelegt ist und sich alsbald nach innen einzusenken beginnt.

Unter der Anlage des Rückenmarks ist der Entoblast drei bis vier Lagen dick; seitwärts gehen in ihn ohne Unterbrechung die beiden Mesoblaststreifen (*Me*) über, welche am Urdarm vielschichtig sind und dann nur zwei Zellenlagen dick werden. Dieselben hängen ausserdem auch noch eine kurze Strecke mit der Dottermasse (*D*) zusammen, welche den Urdarm ventral begrenzt und in Figur 11 wie auf den vorhergehenden Schnitten (Fig. 9 u. 10) noch kleinzellig ist, während sie in Figur 12 und auf allen sich weiter anschliessenden Schnitten aus grossen Dotterschollen zusammengesetzt wird, welche dann mit den kleinen Zellen an der Decke des Urdarms auffällig contrastiren.

Genaueren Aufschluss über die Verbindung der Zellenschichten gibt uns die bei stärkerer Vergrösserung gezeichnete Figur 5 (Taf. XV), welche im Ganzen der Figur 12 entspricht, aber einer anderen Schnittserie durch einen etwas jüngeren Embryo entnommen ist.

Die Anlage des Nervensystems zeigt stark verlängerte Zellen,

die keilförmig in einander geschoben sind. Unter ihr hat sich der Entoblast auf zwei Lagen von Zellen verdünnt, die sich etwas in die Länge gestreckt haben und mit einseitig zugespitzten Enden alternierend in einander greifen. Am Mesoblast lässt sich ein parietales und viscerales Blatt unterscheiden, welche dicht zusammenschliessen. Von diesen bildet das erstere (Me^2) mit dem spindelzelligem Entoblast (Enc) eine einzige an den Ektoblast angrenzende Schicht, das viscerales Blatt (Me^1) dagegen biegt an der mit einem Stern * bezeichneten Stelle in die grossen Dotterzellen (End) um, welche die Seiten und den Boden der Urdarmhöhle bedecken.

Mit derartigen Befunden beginnend, werden wir in der Untersuchung von Schnittserien zu der Region geführt, in welcher sich die Differenzirung der Chorda und die Loslösung der beiden Mesoblaststreifen vollzieht. Unserer Darstellung legen wir drei Durchschnitte durch zwei verschieden weit entwickelte Embryonen zu Grunde (Taf. XIII, Fig. 12. Taf. XIV, Fig. 11. Taf. XV, Fig. 3).

Figur 12 ist ein Frontalschnitt durch ein in die Länge gestrecktes ovales Ei, welches auf dem Stadium der Fig. 10 (Taf. XII) steht. Die Anlage des Nervensystems und des Darms ist zweimal getroffen. An dem vorderen Pole des Ovals hat sich das Nervenrohr (N) an einer Stelle, welche wohl dem Uebergang des Gehirns in das Rückenmark entspricht, bis auf einen schmalen Spalt geschlossen. An seiner rechten und linken Seite lagern Urwirbel mit einer wohl entwickelten Höhle (c^1). Nach innen folgt die geräumige Kopfdarmhöhle (dh^2), von grossen, etwas cylindrischen Dotterzellen rings umgeben. Am entgegengesetzten Pole des Ovals ist die Anlage des Nervensystems (N) zum zweiten Male, aber auf einem weniger weit vorgerückten Stadium durchschnitten. Die verdickte Medullarplatte beginnt sich eben einzufalten und zeigt uns auf ihrer äusseren Fläche eine von niedrigen Wülsten eingefasste Furche. Sie springt nach innen etwas kielartig in der Weise vor, dass sie von drei unter stumpfen Winkeln zusammenstossenden ziemlich ebenen Flächen, von zwei seitlichen und einer Mittelfläche begrenzt wird. Unter der letzteren erblickt man eine einfache Schicht hoher, cylindrischer, schmaler Entoblastzellen (Enc), welche die eine Wand der hier zum zweiten Male durchschnittenen kleinen Darmhöhle bilden, während die andere Wand vom Dotter geliefert wird, welcher mit seinen ovalen quer gestellten Zellen den Binnenraum des Eies bis zum Kopfdarm ausfüllt.

Die einfache Schicht cylindrischer Zellen gibt sich sofort ihrer

Lage und Beschaffenheit nach als Chordaentoblast zu erkennen, auch lässt sie sich beim Studium einer ganzen Schnittserie nach vorn durch allmähliche Uebergänge in die Chorda, nach hinten in die verdickte Decke des Urdarms verfolgen. Aus letzterer muss sie sich durch Verschiebung und Höhenzunahme der Zellen entwickelt haben, wenn eine von hinten nach vorn fortschreitende Differenzierung, für welche ja alle Verhältnisse sprechen, stattfindet. In einer derartigen Entwicklungsreihe würde Figur 5 (Taf. XV) mit den zwei Lagen keilförmiger, alternierend gestellter Entoblastzellen ein Mittelstadium bilden zwischen Figur 11 mit ihren drei Lagen und Figur 12 (Taf. XIII) mit dem charakteristisch beschaffenen Chordaentoblast.

Links und rechts vom Chordaentoblast (Taf. XIII, Fig. 12 *Enc*) beginnen die beiden Mesoblaststreifen (Me^2 , Me^1), welche an die seitlichen, schräg gestellten Flächen der Medullarplatten angelagert sich den Seitenwandungen des Schnittes entlang bis zu den beiden oben erwähnten Urwirbeln (c^1) erstrecken. Zum genaueren Studium ihrer Ursprungsstelle verweise ich auf die bei stärkerer Vergrößerung dargestellte Figur 11 (Tafel XIV). Sie entstammt einer Schnittserie durch einen zweiten, etwa gleich alten Embryo und zeigt uns den Chordaentoblast auf einem nur um wenig weiter vorgerückten Stadium. Der letztere hat sich zu der nach dem Darmraum zu geöffneten Chordarinne (*Enc*) umgewandelt. Die seitlich gelegenen cylindrischen Zellen stossen mit ihrer Basis nicht mehr an die Medullarplatte an, sondern sind von ihr wie von dem angrenzenden parietalen Mesoblast durch einen kleinen Spalt getrennt. Wie in der früher beschriebenen Figur 3 Taf. XIV sind also auch hier zwei kleine Chordafalten entstanden, zwischen deren Blättern der Spalt sichtbar ist. Ihre freien Ränder haben sich den Rändern der Darmfalten, an welchen der Darm-entoblast in das viscerele Blatt des Mesoblasts übergeht, so innig angeschmiegt, dass eine deutliche Grenze zwischen beiden nicht wahrzunehmen ist. Dagegen sind in geringer Entfernung davon die beiden mittleren Keimblätter durch einen engen Spalt, die Coelomhöhle (c), getrennt. Das Erscheinen der letzteren ist gewiss auf die Einfaltung der Medullarplatte zurückzuführen, deren seitliche Parteen, indem sie nach Aussen hervortreten, das parietale vom visceralen Blatt abgehoben haben.

Die nach vorn nächst folgenden Schnitte, welche uns in die Umbildung der Chordarinne zur Chorda einen Einblick gewähren, liefern eine Reihenfolge ähnlicher Bilder, wie die Figuren 4—6

(Taf. XIV) eines jüngeren Stadiums, und bedürfen, da sie keine Besonderheiten bieten, keiner näheren Beschreibung. Dagegen verdient noch besonders erwähnt zu werden ein Querschnitt durch die Region der Chordarinne von einem schon weit entwickelten Embryo, bei welchem sich am hinteren Ende des Körpers in geringer Entfernung von dem noch sichtbaren Blastoporus das Nervensystem bereits zu einem von oben nach unten etwas platt gedrückten Rohr geschlossen hat (Taf. XV, Fig. 3). Unter dem Nervenrohr ist die Chorda erst noch in Entwicklung begriffen. Man sieht die cylindrischen Zellen des Chordaentoblasts (*Enc*) zu einer tiefen Rinne zusammen gekrümmt. Die Ränder derselben stossen unmittelbar an die grossen Zellen des Darmentoblasts (*End*) an und scheinen mit ihnen eine continuirliche, das Darmlumen umschliessende Zellschicht zu bilden. Von derselben sind die beiden Mesoblaststreifen — und hierin beruht ein bemerkenswerther Unterschied zu den früher erhaltenen Befunden — schon vollkommen abgelöst, indem an der Stelle, wo früher die Verbindung bestand, ein Spalt hindurchgeht und parietales und viscerales Blatt in einander umbiegen.

Wenn wir von der beschriebenen Stelle aus die Umwandlungen des Chordaentoblasts nach vorwärts und nach rückwärts weiter verfolgen, so sehen wir auch bei diesem Embryo, dass sich vorn die Rinne alsbald zum soliden Stab schliesst und dass unter ihr die grossen Zellen des Darmentoblasts zusammen rücken und die obere Darmwand bilden. Bei Verfolgung der Schnittserie nach rückwärts ist der Nachweis zu führen, dass die Mesoblaststreifen mit Chorda- und Darmentoblast eine Strecke weit verschmolzen sind.

Der abweichende Befund der Figur 3 ist leicht zu erklären. Der Gang, nach welchem normaler Weise die äusseren und inneren Blätter der Darm- und Chordafalten verlöthen, hat eine kleine zeitliche Abänderung erfahren. Die dem Darmlumen abgewandten Faltenblätter sind etwas vorzeitiger als gewöhnlich verschmolzen, wodurch sich die beiden Mesoblaststreifen früher isolirt haben. Die inneren Blätter dagegen sind in ihrem Verschmelzungsprocess zu Chorda und oberer Darmwand noch etwas zurück.

Jetzt erklärt sich mir auch eine Abbildung, welche Scott und Osborn von der Entwicklung der Chorda gegeben haben (l. c. Taf. IV, Fig. 7). Auf derselben ist ein von der Epidermis überzogenes Nervenrohr zu sehen, zu seinen beiden Seiten sind die Mesoblaststreifen schon vollständig aus ihren ursprünglichen Verbindungen losgelöst und, wie mir scheint, in der Differenzi-

rung zu Urwirbeln begriffen, denn parietaler und visceraler Mesoblast sind durch eine geräumige Höhle eine Strecke weit geschieden und in der Umgebung der Höhle aus langen cylindrischen Zellen, wie sie für die Urwirbel charakteristisch sind, zusammengesetzt. Die unter dem Rückenmark gelegene Chordaanlage ist zum Stab umgebildet, derselbe nimmt aber noch mit seiner unteren Fläche an der dorsalen Begrenzung des Darmlumens Theil und drängt sich zwischen die beiden Hälften des Darmentoblasts hinein, die noch nicht mit ihren Rändern in der Mittellinie verwachsen sind. Mir scheint der vorliegende Schnitt aus der hinteren Region eines ziemlich weit entwickelten Embryo zu stammen und dadurch ausgezeichnet zu sein, dass die Verschmelzung der inneren Blätter der Darmfalten, welche bei jüngeren Embryonen mit den übrigen Verwachsungen der Chorda und der Mesoblastblätter ziemlich gleichzeitig geschieht, aufgehalten worden ist.

Scott, Osborn und Bambeke haben auf die Veränderungen, welche während der dritten und vierten Entwicklungsperiode in der Umgebung des Blastoporus erfolgen, kein besonderes Studium verwandt; ein solches muss ihnen aber zu Theil werden, wenn man über das Wachsthum des Mesoblasts Klarheit gewinnen will. —

Wenn wir die im fünften Capitel mitgetheilten Beobachtungen zusammen fassen, so geht aus ihnen wohl mit genügender Sicherheit das eine Resultat hervor, dass das mittlere Keimblatt in derselben Weise, wie es sich zuerst angelegt hat, noch längere Zeit weiter wächst und sich vergrößert. Der im zweiten Abschnitt näher erläuterte Einfaltungsprocess in der Umgebung des Blastoporus nimmt seinen ungestörten Fortgang. Vom inneren Blatt der Urmundlippen und von der den Urmund verschliessenden Masse der Dotterzellen schieben sich nach wie vor Zellen zwischen die beiden primären Keimblätter hinein und dienen dem visceralen und parietalen Blatte des Mesoblasts zur Vergrößerung. Besonders lebhaft aber sind hierbei die Dotterzellen betheiligt, welche am hintern Ende des Embryo sich theilen und eine kleinzellige Wucherungszone herstellen.

Wenn man sich die beiden mittleren Keimblätter wieder von einander gezogen denkt, so dass ein kleiner Spaltraum zwischen ihnen sichtbar wird, dann kann man bei den älteren Embryonen vom Blastoporus und von dem hinteren Ende des Darmkanals aus in die beiden Spalträume eindringen und kann dann weiter in die

zwei Coelomsäcke gelangen, von welchen sich im vorderen Bereich des Embryo die Urwirbel abgeschnürt haben. Bei älteren Embryonen lässt sich demnach der Darmkanal vom Kopf bis zum Blastoporus in zwei Abschnitte sondern, in einen vorderen Abschnitt, welcher ringsum von Darmentoblast umgeben ist und in dessen Bereich sich die Chorda als runder Zellstrang entwickelt hat und der Zusammenhang mit den Mesoblaststreifen aufgehoben ist, und zweitens in einen hinteren Abschnitt, der zur Decke den Chordaentoblast hat und seitlich mit den Spalträumen in den mittleren Keimblättern communicirt. Man kann zweckmässiger Weise den einen Theil als secundären Darm, den anderen als mittleren Hohlraum des Urdarms oder als undifferenzirten Enddarm bezeichnen.

Die an den Zellenschichten des noch undifferenzirten Enddarms eintretenden Processe sind wieder ganz dieselben wie bei jüngeren Embryonen. Der Chordaentoblast mit den angrenzenden Theilen des parietalen Mesoblasts erhebt sich zu 2 Chordafalten. Die beiden Blätter derselben und der Darmfalten verschmelzen darauf in der früher angegebenen Weise. Nur in der zeitlichen Aufeinanderfolge der einzelnen Verschmelzungsacte ist jetzt eine an sich nebensächliche Veränderung wahrnehmbar. Während früher die Verschmelzung der verschiedenen Blätter ziemlich gleichzeitig erfolgte, geschieht sie jetzt in zeitlichen Intervallen. Zuerst verbindet sich jederseits der Chordaanlage der parietale Mesoblast mit dem visceralen und trennt sich vom Mittelraum des Urdarms als Coelomsack ab. Dann erst legen sich die Ränder der Chordarinne zum Chordastab zusammen und zuletzt findet der Verschluss der beiden Ränder des Darmentoblasts zum secundären Darm statt.

Eine noch auffälligere Verschiebung in der Zeitfolge einzelner Entwicklungsprocesse ist zu constatiren, wenn wir die Entwicklung der Organe des äusseren und des inneren Keimblattes vergleichen. In der dritten von uns unterschiedenen Periode erfolgt die Differenzirung der Chorda zu einer Zeit, wo im Ektoblast die breiten Medullarplatten sich eben an ihren Rändern etwas einzufalten beginnen (Taf. XIV, Fig. 6). An älteren Embryonen sieht man in der Region des Wachsthums die genannten Organe ein verschieden rasches Tempo in ihrer Entwicklung einhalten, indem das Nervensystem den Anlagen des inneren Keimblattes immer mehr vorausseilt. So ist in Figur 11 (Taf. XIV) die Medullarplatte schon tief rinnenförmig ausgehöhlt, während unter ihr der Chordaentoblast sich eben einfaltet, und auf einem noch älteren Sta-

dium (Taf XV, Fig. 3) ist das Nervenrohr schon vollständig geschlossen an einer Stelle, wo die Chorda noch in der Anlage begriffen ist.

Derartige Erscheinungen sind von untergeordneter Bedeutung im Vergleich zu den fundamentalen Vorgängen der Keimblätterbildung. Im Hinblick auf diese aber hat uns das Studium der Wachstumszone am hinteren Ende älterer Embryonen wieder Bilder geliefert, die in überzeugender Weise für die Richtigkeit der Ansichten sprechen, welche in unserer Coelomtheorie über die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere ausgesprochen wurden.

Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen.

- c* Coelom. Enterocoel.
- c*¹ Abgeschnürter Theil des Enterocoels. Höhle der Urwirbel oder Ursegmente.
- ch* Chorda.
- d* Dotterpfropf.
- dh* Urdarm. Darmhöhle.
- dh*¹ enger Theil der Darmhöhle.
- dh*² vorderer erweiterter Theil derselben. Kopfdarmhöhle.
- l* Urmundlippe.
- ld* dorsale. *ls* seitliche. *lv* ventrale Urmundlippe.
- r* Rinne, welche das Urmundfeld umgibt.
- t* Rückenrinne.
- u* Urmund. Blastoporus.
- w* Wall zwischen Urmund und Rückenrinne.
- D* Dotter.
- Ek* Ektoblast.
- En* Entoblast.
- Enc* Chordaentoblast.
- End* Darmentoblast.
- F* Furchungshöhle.
- H* Hirnplatte.
- M* Medullarplatte.
- Me* Mesoblast.
- Me*¹ Viscerales Blatt des Mesoblasts.
- Me*² Parietales Blatt des Mesoblasts.
- Mev* Ventral vom Blastoporus gelegener Mesoblast.
- N* Centralnervensystem. Medullarwülste.

Taf. XII.

Alle Figuren etwa 20 mal vergrößert (Zeiss A. obere Linse Oc. 1).

Fig. 1. Beginn der Gastrulabildung. Serie I. 30 Stunden nach künstlicher Befruchtung.

Fig. 2. Etwas vorgerückteres Stadium der Gastrulation. Serie I. 45 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 3. Entwickeltes Gastrulastadium mit Blastoporus und Dotterpfropf. Serie I. 50 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 4. Entwicklung der Rückenrinne. Serie I. 60 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 5. Ei mit deutlich entwickelter Rückenrinne. Serie IV. 53 Stunden nach künstl. Befr. Vom Urmund aus gesehen.

Fig. 6. Dasselbe Ei vom Rücken aus gesehen.

Fig. 7. Erste Anlage der Medullarwülste. Serie IV. 56 Stunden nach künstl. Befr. vom Rücken aus gesehen.

Fig. 8. Deutlich entwickelte Medullarwülste. Serie IV. 60 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 9. Medullarwülste neigen sich mit ihren Rändern zum Rohr zusammen. Serie II. 77 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 10. Etwas weiter vorgerücktes Stadium von der Bauchfläche gesehen. Serie II. 81 Stunden nach künstl. Befr.

Fig. 11. Abgeschnürtes Medullarrohr. Vorderes und hinteres Ende krümmen sich einander zu. Serie III. 82 Stunden nach künstl. Befr.

Taf. XIII.

Die Durchschnitte sind bei 70maliger Vergrößerung (Zeiss A. Oc. 2) gezeichnet und dann etwas verkleinert.

Fig. 1. Durchschnitt durch die Blastula.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch ein Ei mit beginnender Gastrulaeinstülpung (Stadium Taf. XII, Fig. 1).

Fig. 3. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weiter vorgeschrittener Gastrulaeinstülpung (Stadium Taf. XII, Fig. 2).

Fig. 4. Sagittalschnitt durch eine vollständig entwickelte Gastrula, bei welcher sich bereits der Mesoblast zu bilden beginnt (Stadium Taf. XII, Fig. 3—4).

Fig. 5—7. Drei Sagittalschnitte durch ein Ei mit Rückenrinne. In Fig. 5 geht der Schnitt durch die Medianebene, in Fig. 6 etwas seitlich von derselben, in Fig. 7 noch mehr seitlich (Stadium Taf. XII, Fig. 5—6).

Fig. 8. Frontalschnitt durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen (Stadium Taf. XII, Fig. 7 — 8).

Fig. 9. Frontalschnitt durch eine vollständig entwickelte Gastrula, bei welcher sich der Mesoblast bereits zu bilden beginnt (Pendant zu Fig. 4, Stadium Taf. XII, Fig. 3 — 4).

Fig. 10. Frontalschnitt durch ein Ei mit Rückenrinne (Stadium Taf. XII, Fig. 5 u. 6).

Fig. 11. Querschnitt durch ein Ei mit schwach ausgeprägter Rückenrinne (Stadium Taf. XII, Fig. 4).

Fig. 12. Frontalschnitt durch ein Ei mit zum Rohr sich schliessenden Medullarwülsten (Stadium Taf. XII, Fig. 10).

Taf. XIV.

Alle Figuren sind bei 80facher Vergrösserung (Zeiss C. Oc. 1) gezeichnet.

Fig. 1. Querschnitt durch die Rückenrinne (Stadium Taf. XII, Fig. 5 — 6).

Fig. 2. Querschnitt durch dasselbe Stadium. Die Zellschichten haben sich beim Schneiden etwas von einander abgelöst.

Fig. 3 — 6. Vier Querschnitte aus einer Schnittserie durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen (Stadium Taf. XII, Fig. 7). Die Schnitte illustriren die Entwicklung der Chorda aus dem Chordaentoblast und die Abschnürung der beiden Mesoblaststreifen.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Ei, dessen Medullarfurche dem Verschluss nahe ist. Chordabildung vollendet. Die Urwirbel beginnen sich auf dem vorliegenden Schnitt von den Coelomsäcken abzuschnüren (Stadium Taf. XII, Fig. 10).

Fig. 8. Querschnitt durch ein Ei mit geschlossenem Nervenrohr und wohl entwickelten Ursegmenten.

Fig. 9. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium, in welchem die Zellen der Ursegmente cylinderförmig geworden sind.

Fig. 10. Schnitt durch den Blastoporus eines Eies, dessen Medullarrinne zum Theil geschlossen ist (Stadium Taf. XII, Fig. 10).

Fig. 11. Querschnitt durch ein Ei mit enger Medullarfurche (Stadium Taf. XII, Fig. 9). Der Schnitt hat die Gegend etwas vor dem Blastoporus getroffen.

Fig. 12. Schnitt aus derselben Schnittserie, aus welcher auch Fig. 10 ausgewählt ist. Der Schnitt hat die Gegend unmittelbar vor dem Blastoporus getroffen.

Taf. XV.

Die Figuren 1—7, 15—17 sind bei 80facher Vergrößerung (Zeiss C. Oc. 1), die Figuren 9—12 und 14 bei 50facher Vergrößerung (Zeiss A. Oc. 1) gezeichnet.

Fig. 1. Schnitt durch das hintere Ende eines Eies, dessen Medullarfurche sich zu schliessen beginnt.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Urwirbel und Urwirbelplatte eines Eies, dessen Medullarfurche sich geschlossen hat.

Fig. 3. Querschnitt durch das hintere Ende eines Eies mit geschlossenem Nervenrohr.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Ei mit Rückenrinne (Stadium Taf. XII, Fig. 4).

Fig. 5. Schnitt durch das hintere Ende eines Eies, dessen Medullarfurche im Verschluss begriffen ist. Die Gegend vor dem Blastoporus ist durchschnitten (Stadium Taf. XII, Fig. 9—10).

Fig. 6. Schnitt durch ein Ei, das sich am Ende des Gastrulastadiums befindet. Die Gegend vor dem Blastoporus ist getroffen (Stadium Taf. XII, Fig. 3).

Fig. 7. Theil eines Querschnittes von einem Ei mit enger Medullarfurche. Abgeschnürte Chorda. Die vordere Wand eines in Bildung begriffenen Urwirbels ist getroffen.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Chorda (Fig. 14), stark vergrößert.

Fig. 9—12. Vier Schnitte durch den Blastoporus und die Gegend vor dem Blastoporus aus einer Schnittserie eines mit enger Medullarfurche versehenen Eies.

Fig. 13. Cylindrische Zellen der Urwirbel (Fig. 14), stark vergrößert.

Fig. 14. Frontalschnitt durch eine Larve mit wohl entwickelten Ursegmenten.

Fig. 15. Querschnitt durch ein Ei, an welchem die Rückenrinne deutlich zu werden beginnt (Stadium Taf. XII, Fig. 4). Der Schnitt geht durch den Wulst zwischen Rückenrinne und Urmund.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch ein Ei mit deutlich entwickelter Rückenrinne (Stadium Taf. XII, Fig. 5 u. 6).

Fig. 17. Schnitt durch ein Ei, das sich am Ende des Gastrulastadiums befindet (Stadium Taf. XII, Fig. 3). Der Schnitt hat die Gegend hinter dem Blastoporus getroffen.

Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen

mit besonderer Berücksichtigung

der hierbei stattfindenden Vorgänge der Kerntheilung.

Von

Dr. Friedrich Soltwedel.

Hierzu Tafel XVI—XVIII.

Nachdem Strasburger gezeigt hat, dass bei den *Angiospermen* die Zellen des Eiapparates, der Gegenfüsslerinnen, und die Zelle, welche den secundären Embryosackkern einschliesst, den Zellen des Eiweisskörpers der *Gymnospermen* gleichwerthig sind, kann man bei den *Angiospermen* zwei Arten von Endosperm unterscheiden: primäres und secundäres. Das primäre Endosperm entsteht vor der Befruchtung im Embryosack der *Phanerogamen* und, soweit die Beobachtungen reichen, überall durch freie Zellbildung. Unter freier Zellbildung verstehe ich nach der Definition von Strasburger diejenige Zellbildung, bei der nicht nach jeder Kerntheilung eine Zellwand zwischen den Tochterkernen gebildet wird, sondern die Zellwände erst nach wiederholt stattgefundener Kerntheilung in der Regel zwischen je zwei benachbarten Kernen nachträglich auftreten.

Das primäre Endosperm besteht in der Regel aus sieben Zellen. Drei der Zellen befinden sich im oberen (der Mikropyle zunächst gelegenen) Ende des Embryosackes und bilden den Eiapparat. Drei Zellen des primären Endosperms, die Gegenfüsslerinnen, sind im unteren (der Chalaza zunächst gelegenen) Ende des Embryosackes gelegen und in der Mitte zwischen beiden Zellgruppen befindet sich die bei weitem grösste Zelle mit dem secundären Embryosackkern, der aus der Verschmelzung von zwei freien Kernen hervorgegangen ist. Aus dieser Zelle allein entwickelt sich nach erfolgter Befruchtung der Eizelle das secundäre Endosperm, und ich nenne daher diese Zelle Mutterzelle des

secundären Endosperms. Diese Zelle ist aber nicht gleichbedeutend mit Embryosack, mit dem Hofmeister dieselbe häufig gleichsetzt, sondern sie ist nur ein Theil desselben. Zum Embryosack gehören ausserdem noch der Eiapparat und die Antipoden.

Um den Unterschied zwischen freier Zellbildung und Zelltheilung klarzulegen, habe ich in meinen Untersuchungen die Entwicklung des secundären Endosperms verfolgt. Wenn in der Arbeit schlechthin von Endospermutterzelle die Rede ist, so ist stets die Mutterzelle des secundären Endosperms darunter verstanden und daher ist dies Wort in derselben Bedeutung angewendet, wie es schon Hofmeister gebraucht hat.

Vor Allem war ich bestrebt die Wahrheit des von Strasburger ausgesprochenen Satzes: „Eine freie Kernbildung in den Embryosäcken giebt es nicht, alle Kerne gehen aus einander durch Theilung hervor“ an möglichst vielen Beispielen zu zeigen.

Nach den vielen eingehenden Untersuchungen Hofmeister's über den Embryosack sollen aber bei der Bildung des secundären Endosperms an zwei Stellen die Kerne frei aus dem Protoplasma entstehen: erstens in den Aussackungen des Embryosackes derjenigen *Angiospermen*, deren Endosperm durch Zelltheilung gebildet wird, und zweitens im Embryosack aller *Angiospermen*, deren secundäres Endosperm zuerst durch freie Zellbildung angelegt wird. Auf diese beiden Punkte ist daher in der Arbeit besonders geachtet.

Die Resultate sind fast ausschliesslich an Alkohol-Material gewonnen. Nur die Entwicklung der kleinen durchsichtigen Eichen von *Monotropa* und *Pirola* wurde auch in einprozentiger Zuckerlösung lebend unter dem Mikroskop verfolgt. Die Präparate, die sich nur von erhärtetem Material aufbewahren liessen, sind entweder in Glycerin oder in Glycerin-Gelatine gelegt.

Die Untersuchungen wurden im botanischen Institut zu Jena unter der Leitung des Herrn Hofrath Strasburger gemacht. Es möge mir hier vergönnt sein, meinem verehrten Lehrer, der mich auf alle Fragen aufmerksam machte, die bei dieser Untersuchung zu lösen waren, für seine Unterstützung meinen innigsten Dank auszusprechen.

Geschichtliches.

Hofmeister war der erste, welcher in seinen zahlreichen Arbeiten über Embryobildung auf die interessanten Vorgänge im Embryosack die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Wenn es ihm nicht immer gelang, die Entstehung des Embryo und des Endosperms bis in die Einzelheiten klar zu legen, so lag dies wohl zum allgrössten Theil an der damals noch sehr unvollkommenen Methode der mikroskopischen Untersuchung.

Dem Vorkommen und besonders der Entstehungsweise des Endosperms legte Hofmeister¹⁾ einen so hohen Werth bei, dass er darnach auf die Verwandtschaftsbeziehungen der Pflanzenfamilien schloss. So unterschied er drei grosse Gruppen unter den *Angiospermen*: endospermlose Pflanzen, Pflanzen, deren Endosperm durch wiederholte Zweitheilung einer einzigen Mutterzelle entsteht, und solche, bei denen gleichzeitig mehrere freie Endospermzellen gebildet werden. Nach der verschiedenartigen Entwicklungsweise des Endosperms werden daher nach Hofmeister weit getrennt „die *Boragineen* von den *Labiaten*, die *Solanaceen* von den *Scrophularineen*, die *Gentianeen* von den *Orobanchen*, die *Loaseen* von den *Passifloren*.“

Jedoch hebt Hofmeister an einer andern Stelle²⁾ die Schwierigkeit hervor, „die Grenze zwischen den *Phanerogamen* mit nur durch Zelltheilung wachsendem Endosperm, und denen, deren Endosperm durch freie Zellbildung angelegt wird, mit Genauigkeit zu ziehen.“

Zu den endospermlosen Pflanzen rechnet Hofmeister³⁾ alle diejenigen, bei denen die Bildung eines geschlossenen Gewebes von Endospermzellen unterbleibt. Hierher gehören die *Najaden*, *Potamogetoneen*, *Alismaceen*, *Orchideen*, *Cannaceen* u. s. w. Wohl sollen bei einzelnen Pflanzen dieser Gruppe vorübergehend einige Zellkerne im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes auftreten, doch werden keine Zellwände um die Kerne gebildet.

Bei allen Pflanzen, deren Endosperm durch Theilung einer

¹⁾ Neue Beobachtungen über Embryobildung der *Phanerogamen*. Jahrbücher für wiss. Botanik. Bd. I. p. 185.

²⁾ Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der *Phanerogamen*. Abhandl. d. math. phys. Cl. d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. IV. p. 537.

³⁾ l. c. Bd. V. p. 704.

Mutterzelle gebildet wird, können beide Tochterzellen sich weiter theilen oder nur die eine von beiden. In der anderen Tochterzelle sollen dann gewöhnlich noch freie Zellkerne auftreten. Bei *Prostanthera violacea* und *Catalpa syringaefolia* soll nach Hofmeister in der oberen Tochterzelle wirkliche freie Zellbildung stattfinden, während in dem unteren Ende des Embryosackes das Endosperm durch Theilung der anderen Tochterzelle angelegt wird.

Ueber die freie Zellbildung giebt Hofmeister ¹⁾ sehr ausführliche Angaben. Nach seinen Beobachtungen wird im Embryosack der Mehrzahl der *Phanerogamen* bald nach der Befruchtung der primäre Zellkern verflüssigt. In dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes sollen darauf die Zellkerne zuerst als bläschenähnliche Gebilde, ohne feste Bildungen im Innern auftreten, deren Grösse diejenige der später in ihnen entstehenden Kernkörperchen erheblich übertrifft. Um jeden Kern soll sich ein Ballen dichteren Protoplasmas häufen, dessen Peripherie die Beschaffenheit einer Hautschicht besitzt, und der so eine Primordialzelle darstellt.

Diese Primordialzellen sind zunächst von einander entfernt.

Indem sie unter Bildung von Vacuolen im Innern wachsen, sollen sie bald seitlich in Berührung treten, durch gegenseitigen Druck polygonal werden und an den Berührungsstellen feste elastische Membranen bilden. Bei einigen Pflanzen sollen die jungen Endospermzellen Kugelgestalt annehmen, sich von der Wandschicht des Embryosackes ablösen und in dessen mit Flüssigkeit erfüllte Vacuole treten. In diesen Zellen soll dann später die Bildung freier Tochterzellen oder auch Zelltheilung stattfinden.

Während nach Hofmeister bei der freien Zellbildung zuerst die Kerne und später in diesen die Kernkörperchen entstehen sollen, treten nach Schleiden ²⁾, Schwann ³⁾, Nägeli ⁴⁾ und Schacht ⁵⁾ zuerst die Kernkörperchen auf und um diese später erst die Kernmembran.

¹⁾ Lehre von der Pflanzenzelle. 1867, p. 116.

²⁾ Beiträge zur Phytogenesis. Müller's Arch. 1838, p. 137.

³⁾ Mikroskop. Unters. über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen, 1839, p. 207.

⁴⁾ Zeitschrift für wiss. Botanik. Heft III und IV. 1846, p. 34 und 36.

⁵⁾ Lehrbuch der Anat. und Phys. der Pflanzen, Bd. I. 1865, p. 69.

Dippel¹⁾ konnte sich zu keiner von beiden Anschauungen entschliessen, da er bei der freien Zellbildung im Embryosack der *Phanerogamen* stets schon ausgebildete grössere und kleinere Zellkerne antraf, die das Kernkörperchen und die Kernmembran deutlich erkennen liessen.

Dann war Strasburger²⁾, der die Vorgänge bei der freien Zellbildung im Embryosack von *Phaseolus* verfolgt hatte, zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Zellkerne zuerst als kleine dichte Kügelchen auftreten, die von Anfang an von einer Zellmembran umgeben sind.

Während die kleinen Kerne zu ihrer definitiven Grösse heranwachsen, sollten auch die kugeligen Zellen schnell an Grösse zunehmen, schliesslich auf einander stossen und sich so zu einem geschlossenen Gewebe vereinigen.

Strasburger gebührt das Verdienst, bei seinen mikroskopischen Untersuchungen zuerst in absolutem Alkohol erhärtetes Material verwendet zu haben. Durch zahlreiche Controluntersuchungen stellte er fest, dass der Alkohol das Protoplasma schnell fixirt, den feineren Bau desselben besser hervortreten lässt und nur wasserentziehend auf das Plasma wirkt. Wenn es sich darum handelt, das erhärtete Material zum Schneiden tauglicher zu machen, legt man dasselbe 24 Stunden lang in ein Gemisch von Glycerin und Alkohol. Glycerin verändert die Structur des erhärteten Protoplasmas nicht mehr.

Mittelst dieser Methode gelang es Strasburger³⁾ bei vielen Pflanzen nachzuweisen, dass die Kerne des Eiapparates und der Gegenfüsslerinnen nicht nach der bis dahin geläufigen Annahme frei im Protoplasma entstehen, sondern durch Theilung aus dem primären Embryosackkern hervorgehen.

Ebenfalls verfolgte er bei dieser Untersuchung die Bildung der ersten secundären Endospermzellen an den kleinen durchsichtigen Eichen von *Monotropa Hypopitys* und beobachtete die dabei stattfindenden Kerntheilungen am lebenden Objekt.

Im Embryosack von *Capsella Bursa pastoris* sollen nach Strasburger (l. c. p. 71) im Wandplasma nach Auflösung des secundären Embryosackkerns zunächst wenige, später durch Einschaltung zwischen die vorhandenen neue Kerne entstehen. Während die jungen Kerne bei *Phaseolus* völlig homogen waren, zeigen die

¹⁾ Mikroskop, Bd. II. 1869, p. 43.

²⁾ Zellbildung und Zelltheilung, 1876, p. 7.

³⁾ Befruchtung und Zelltheilung, 1878.

von *Capsella* ein Kernkörperchen und eine Kernhülle. Die Kerne sind auch hier bei ihrem ersten Auftreten sofort von einer Hautschicht umgeben.

Indem Hegelmaier¹⁾ bei seinen Untersuchungen über „Entwicklung *Dicotyler* Keime“ auch Alkoholmaterial verwendete, fand er im Embryosack von *Eschscholtzia* die mit einem grossen, stark lichtbrechenden Kernkörperchen versehenen Kerne als deutlich umschriebene, aber von keinem differenten Contour umgebene Parteen in dem feinkörnigen Wandbeleg aus Protoplasma. Vor der Bildung der Trennungslinien sind die Kerne von radienförmig verlaufenden Strängen körniger Substanz umgeben. Die Bildung der feinkörnigen Trennungslinien geschieht von der Mikropyle gegen die Chalaza des Eichens fortschreitend. Uebereinstimmend mit *Eschscholtzia* sollen die Vorgänge bei *Hypecoum*, *Chelidonium* und *Glaucium* sein, jedoch „zeigt bei *Corydalis* die Endospermibildung jedenfalls verschiedene Erscheinungen²⁾“. Anhaltspunkte für die etwaige Annahme einer stattgehabten Theilung sind Hegelmaier nicht aufgestossen, da nur ausnahmsweise zwei Kerne einander genähert lagen.

Darauf zeigte Strasburger in der botanischen Zeitung³⁾, dass bei der freien Endospermibildung gar keine freie Entstehung von Zellkernen stattfindet, dass alle Kerne aus schon vorhandenen durch Theilung hervorgehen. Die spätere Bildung der Scheidewände erfolgt im Wesentlichen in der von Hegelmaier geschilderten Weise.

Ein wenig später behauptete wieder Darapsky⁴⁾, dass bei *Hyacinthus ciliatus* M. B. der Doppelkern des Embryosackes aufgelöst werde und die jungen Endospermkerne frei im Protoplasma auftauchen. Im Protoplasma findet man länglich verzogene oder eckig gedrückte Körnchen ziemlich regelmässig zu kleinen Gruppen angeordnet, um solche Vereinigungen taucht dann ein leichter, leis hingehauchter Contour auf. Auch bei *Myosurus minimus* gelang es ihm nicht, weder den secundären Embryosackkern noch die freien Endospermkerne im Theilungsstadium zu fixiren.

Fischer⁵⁾ fand in seinen Untersuchungen über „Embryo-

¹⁾ Vergl. Unters. über Entwicklung *Dicotyler* Keime, 1878, p. 22.

²⁾ l. c. p. 92.

³⁾ Bot. Zeitung, 1879, Nr. 17 und 18.

⁴⁾ Bot. Zeitung, 1879, Nr. 35.

⁵⁾ Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. XIV. Heft 1, Tafel III, Fig. 28 und 29.

sackentwicklung“ bei *Ehrharta panicea* die Tochterkerne des secundären Embryosackkernes und die Theilung der noch freien Endospermkerne.

In seinen Untersuchungen über „Embryogenie und Endospermentwicklung von *Lupinus*“ fand Hegelmaier¹⁾, dass bei dieser Pflanze die freien Zellkerne im protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes zum grossen Theil rückgebildet werden, und dass nur in der Umgebung des Keimes ein Endospermkörper gebildet wird (l. c. Sp. 129). Wenn es ihm auch nicht gelang, die Herkunft der freien Endospermkerne aus Theilung eines einzigen festzustellen, so hatte er doch wiederholt Gelegenheit vorbereitende Zustände der Kernvermehrung „in den bekannten Erscheinungen der Faden- und Tonnenbildung“ zu beobachten und zwar dann stets in grosser Anzahl. Bei der Rückbildung der freien Endospermkerne treten nach Hegelmaier eine Anzahl charakteristischer Erscheinungen auf (l. c. Sp. 131). Der Kern wird bis zum 15fachen Durchmesser aufgebläht, seine Contouren werden undeutlicher und entschwinden schliesslich der Wahrnehmung, während die Kernkörperchen ebenfalls bedeutend an Grösse zunehmen, stark lichtbrechend werden und Vacuolen bilden. Vor ihrem definitiven Aufgelöstwerden können die Kernkörperchen „durch Ausbreitung und Zusammenfliessen der Vacuolen in einige glänzende Stückchen zerfallen; Gruppen solcher Partikelsind alsdann das letzte sichtbare Residuum der früheren Endospermkerne.“ Endlich hat Strasburger in der dritten Auflage seines Buches über „Zellbildung und Zelltheilung“ die Theilung der noch freien Endospermkerne von mehreren Pflanzen nach Präparaten, die ich dargestellt hatte, veröffentlicht. In einem Aufsätze über „Vielkernige Zellen und über die Embryogenie von *Lupinus*“²⁾ theilte derselbe dann noch mit, dass er im Embryosack von *Lupinus subcarnosus* die vier ersten Endospermkerne und wiederholt die Theilung von noch freien Endospermkernen gefunden habe.

1) Bot. Zeitung 1880, Nr. 5—9.

2) Bot. Zeitung 1880, Nr. 50 und 51.

Entwicklung des secundären Endosperms.

Pflanzen ohne secundäres Endosperm.

Im Embryosack von *Orchis pallens* findet, wie schon Strasburger¹⁾ in seinem Werke über „Befruchtung und Zelltheilung“ gezeigt hat, nach der Befruchtung nur die Weiterentwicklung der Eizelle statt. Die Gehülfinnen, die Gegenfüßlerinnen und die Mutterzelle des secundären Endosperms werden bald desorganisirt und vom heranwachsenden Embryo als Nahrungsstoff verbraucht. Dasselbe ist der Fall bei *Begonia Froebeli*. Nach der ersten Theilung der Eizelle sind die Gegenfüßlerinnen und der secundäre Embryosackkern bereits verschwunden und Rudimente der Gehülfinnen sind noch als formlose Protoplasamassen zu erkennen. Nur sehr selten kam es vor, dass die Mutterzelle des Endosperms sich in zwei Tochterzellen theilte.

Bei *Alisma Plantago* gelang es mir, die vier ersten Endospermkerne im Theilungszustande frei im protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes zu finden. Zur Bildung von secundären Endospermzellen kommt es bei dieser Pflanze nicht.

Da im Embryosack der *Angiospermen*, wie Strasburger²⁾ gezeigt hat, vor der Befruchtung der Eiapparat, die Gegenfüßlerinnen und die Mutterzelle des secundären Endosperms in derselben Weise wie bei den *Gymnospermen* der Eiweisskörper durch freie Zellbildung entstehen und daher jene als Endospermzellen aufgefasst werden müssen, so ist es selbstverständlich, dass man nicht mehr von endospermlosen Pflanzen sprechen kann. Man hat daher bei den *Angiospermen* vielmehr die Pflanzen danach zu unterscheiden, ob sie nur primäres oder auch secundäres Endosperm bilden.

Entwicklung des secundären Endosperms durch Zelltheilung.

Bei einer Reihe von Familien der *Dicotylen* entsteht das secundäre Endosperm durch Theilung einer Mutterzelle. Im Allgemeinen gehören hierher die Pflanzen, welche verhältnissmässig nur wenig Endosperm bilden und deren Samen daher meistens nur sehr klein sind, wie z. B. die Samen der *Aristo-*

¹⁾ Befruchtung und Zelltheilung, 1879, p. 70.

²⁾ *Angiospermen* und *Gymnospermen*, 1879, p. 137.

lochieren, Orobanchen, Scrophularineen, Verbenaceen, Plantagineen, Campanulaceen und Droseraceen.

Die Entwicklung des secundären Endosperms bei *Monotropa Hypopitys* hat Strasburger¹⁾ bereits beschrieben. Nach der Theilung des secundären Embryosackkernes wird zwischen den Tochterkernen eine Zellwand gebildet, die den Embryosack in zwei nahezu gleiche Hälften theilt. Die Theilungen der beiden Tochterzellen erfolgen fast gleichzeitig, doch so, dass die obere (der Mikropyle zunächst gelegene) Zelle mit der Theilung beginnt. Wenn das Endosperm schon aus vier übereinander liegenden Zellen besteht, hat sich die Eizelle zwar sehr gestreckt, aber noch nicht getheilt. Sie wächst durch die oberste Zelle, löst die die beiden obersten Endospermzellen trennende Zellwand an einer Stelle auf und gelangt auf diese Weise in die zweite Zelle. Der Inhalt der obersten Zelle wird in diesem Stadium meistens resorbirt und es finden nur noch Theilungen in den drei anderen Zellen statt.

In den kleinen durchsichtigen Eichen von *Monotropa* und *Pirola* kann man die Bildung des Endosperms in ein- bis dreiprozentiger Zuckerlösung lebend unter dem Mikroskop verfolgen. Am fünften Tage nach der Bestäubung hat der Pollenschlauch den Eiapparat erreicht und gleich nach der Befruchtung findet die Endospermbildung statt.

Noch besser treten die Theilungsfiguren an Alkoholmaterial hervor; nur darf man bei *Monotropa* den Alkohol nur wenige Stunden einwirken lassen, weil bei weiterer Einwirkung die Eichen sich hier schwärzen und undurchsichtig werden. Doch genügt diese Zeit, um das Protoplasma vollständig zu fixiren, und solche Eichen lassen sich dann gut in Glycerin aufbewahren.

Während der Embryosack bei *Monotropa* und *Pirola* gleichmässig nach allen Richtungen hin an Grösse zunimmt, kann er bei anderen Pflanzen durch ungleichmässiges Wachstum bei seiner Weiterentwicklung sehr unregelmässige Gestalten annehmen und grössere Aussackungen in den Nucellus treiben. In diesen Aussackungen findet man einige wenige freie Kerne, die aber in den meisten Fällen wieder rückgebildet werden.

Für *Bartonia aurea* hat Strasburger²⁾ festgestellt, dass es hier die Gehülffinnen sind, welche in das Nucellargewebe

¹⁾ Befruchtung und Zelltheilung, p. 70.

²⁾ Befruchtung und Zelltheilung, p. 43.

auswachsen, und dass die Zellkerne, die in dieser Aussackung zu finden sind, den Gehülfinnen angehören.

Bei *Lamium album* ist das untere Ende des Embryosackes seitlich abgebogen und von einer Schicht stark verdickter Zellen umgeben. Fig. 1, Taf. XVI stellt den Embryosack gleich nach erfolgter Befruchtung dar. Die Eizelle hat sich bereits gestreckt und neben ihr sind noch Reste der Gehülfinnen zu sehen. Von den Gegenfüsslerinnen sind auch nur noch Rudimente vorhanden. Der secundäre Embryosackkern ist im unteren Theile des Embryosackes auf Protoplasmafäden suspendirt. Diese Lage behält er während der Theilung bei und daher wird die Endospermutterzelle in zwei sehr ungleich grosse Tochterzellen getheilt (Fig. 2). Beide Zellen theilen sich noch einmal und zwar die obere wieder in eine kleine untere und eine grosse obere. Während in den unteren Endospermzellen fortan immer Zelltheilungen stattfinden, erfolgen in der obersten nur einige Kerntheilungen und Zellwände werden nicht gebildet. In Fig. 3 befindet sich im untern Theil des Embryosackes ein vielzelliger Endospermkörper, in den schon frühzeitig der Embryo hineingewachsen ist. In der oberen Zelle befinden sich einige Zellkerne frei im Protoplasma, ihre Zahl schwankte stets zwischen 1 und 8. Bemerkenswerth ist noch, dass der Embryosack bei seiner Entwicklung an der Stelle, wo die verdickten Zellen der Embryosackwand aufhören, eine starke Einschnürung erfährt. Dadurch wird der Endospermkörper von dem oberen mit Flüssigkeit erfüllten Raum des Embryosackes abgeschlossen.

Nach Hofmeister soll bei einer anderen *Labiata* und zwar bei *Prostanthera violacea* im oberen Ende des Embryosackes freie Zellbildung stattfinden, während im unteren Ende das Endosperm von Anfang an durch Zelltheilung entsteht. Ebenso sollen bei *Catalpa syringaefolia* „in der oberen Anschwellung freie Zellkerne und Zellen auftreten, welche später wieder verschwinden, ohne geschlossenes Gewebe zu bilden.“

Ganz in derselben Weise wie bei *Lamium album* wird auch bei *Veronica Buxbaumii* durch Einschnürung des mittleren Theiles der Embryosack in zwei Räume getheilt, die nur durch einen engen Kanal in Verbindung stehen. Da auch hier im oberen Theile kein secundäres Endosperm gebildet wird, so muss der Embryo mittelst eines Suspensors durch den Kanal in den Endospermkörper geführt werden.

Zur Zeit der Befruchtung ist das obere Ende des Embryosackes keulenförmig angeschwollen, während das untere Ende einen langen, schmalen Fortsatz in das Nucellargewebe darstellt (Fig. 5, Tafel XVI). Nach der Theilung des secundären Embryosackkernes wird das obere angeschwollene Ende des Embryosackes durch eine Zellwand vom unteren schmalen Ende getrennt. Der Kern in der grossen oberen Zelle theilt sich und ebenso dessen Tochterkerne; doch die Zellwandbildung unterbleibt.

In der unteren Zelle findet eine ächte Zelltheilung statt, so dass auf diesem Stadium das Endosperm aus drei übereinander liegenden Zellen besteht. Nur die mittlere Zelle giebt dem Endospermkörper den Ursprung. Die unterste Zelle nimmt wohl noch an Grösse zu, ihr Kern theilt sich noch einmal; doch damit ist die Weiterentwicklung abgeschlossen. Die Kerne der beiden Endzellen schwellen noch zu bedeutender Grösse an, werden aber darauf desorganisirt. In Fig. 6 ist das secundäre Endosperm, welches aus einer Einzelzelle der Endospermutterzelle hervorgegangen ist, bereits achtzellig; in der untersten Zelle befinden sich zwei freie Kerne und in der obersten drei, indem vielleicht ein Kern durch den Schnitt entfernt ist. Der Embryo ist bereits bis in den Kanal hineingewachsen. In Fig. 7 ist der Embryo bis in den vielzelligen Endospermkörper vorgedrungen.

Der Embryosack von *Loasa tricolor* (Fig. 8, Taf. XVI) hat eine sehr schlanke Gestalt. Das obere vom Funiculus abgebogene Ende ist von nicht differenzirten Zellen des Nucellus umgeben. An der Stelle, wo die Krümmung beginnt, wird schon vor der Befruchtung eine Aussackung in das Nucellargewebe gebildet, indem an der betreffenden Stelle die Zellen des Nucellus resorbirt werden. Die Ausstülpung ist stets von dem Funiculus abgewendet. Unterhalb der Aussackung erweitert sich der Embryosack bauchig, um sich nahe dem unteren Ende wieder zu verengen. Dieser Bauch ist von einer Schicht von Nucellarzellen umgeben, die durch die starke Verdickung der Zellwände auffallen. Unterhalb des Bauches bildet der Embryosack noch eine kleine Anschwellung, in der auch noch in weit vorgeschrittenen Entwicklungszuständen die drei Gegenfüsslerinnen zu erkennen sind. Der secundäre Embryosackkern befindet sich immer in der Nähe der Aussackung. Nach der Befruchtung werden die Gehülfinnen schnell desorganisirt (Fig. 10), der secundäre Embryosackkern theilt sich und zwischen den Tochterkernen wird ein wenig unterhalb der

Aussackung eine Zellwand gebildet (Fig. 9). Der Kern der oberen Zelle wandert darauf in die Aussackung (Fig. 12). Auf dieser Stufe der Entwicklung wird meistens eine Ausstülpung von der unteren Anschwellung des Embryosackes aus gebildet (Fig. 11). Häufig kommt es auch vor, dass die Zellschicht, welche die bauchige Anschwellung umgiebt, an einzelnen Stellen resorbiert wird, doch werden dann keine tiefern Aussackungen gebildet.

In der oberen Ausstülpung des Embryosackes, in welche der eine Tochterkern des secundären Embryosackkernes gewandert ist, finden nur noch einige Kerntheilungen statt. Wiederholt fand ich nach der Weiterentwicklung acht freie Kerne in dieser Ausbuchtung des Embryosackes (Fig. 14). In der unteren Tochterzelle der Endospermutterzelle wird durch Zelltheilung ein vielzelliger Endospermkörper gebildet, in den der Embryo auf einem Suspensor hineingeführt wird. Wenn nach der Theilung des Kerns der zu der Zeit untersten Endospermzelle eine Zellwand in der unteren Einschnürung gebildet wird, gelangt ein Kern in die untere Anschwellung des Embryosackes. Hier findet noch eine Kerntheilung statt, jedoch eine Zellwand wird nicht gebildet (Fig. 13).

Bei *Scrophularia vernalis* und *Pedicularis sylvatica* bildet der Embryosack nach der Befruchtung eine Ausstülpung, die genau dieselbe Lage hat als die am oberen Ende des Embryosackes von *Loasa*. In der Aussackung fand ich einen, zwei oder auch vier freie Zellkerne. Im eigentlichen Embryosack entsteht auch bei diesen Pflanzen das Endosperm durch Zelltheilung.

Entwicklung des secundären Endosperms durch freie Zellbildung.

Die Entwicklung des secundären Endosperms kann zweitens in der Weise erfolgen, dass zunächst nur Kerntheilungen stattfinden, ohne dass Zellwände gebildet werden. Diese treten erst auf, wenn der Embryosack fast seine definitive Grösse erreicht hat.

Interessant ist es, dass bei vielen untersuchten Pflanzen, deren secundäres Endosperm durch freie Zellbildung entsteht, nach jeder Kerntheilung in den Verbindungsfäden (Strasburger) der jungen Kerne eine Zellplatte mehr oder minder stark ausgebildet wird. Bei einigen Pflanzen z. B. bei *Lilium* wird sogar eine frei in das Protoplasma endende Zellwand gebildet, die bei

der Weiterentwicklung wieder resorbiert wird. Vielleicht ist aus dieser Thatsache der Schluss zu ziehen, dass die freie Zellbildung bei den *Angiospermen* aus der typischen Zelltheilung erst später entstanden ist.

Nachdem Strasburger¹⁾ gezeigt hatte, dass bei *Myosurus* der secundäre Embryosackkern nicht aufgelöst wird, sondern sich theilt und ebenso dessen Nachkommen, fand auch Fischer²⁾ bei *Ehrharta panicea* die beiden jungen Tochterkerne des secundären Embryosackkernes.

Es gelang mir den secundären Embryosackkern in Theilung zu finden bei *Lysimachia Ephemera* und *Lilium Martagon*. Bei der letzten Pflanze sah ich auch die beiden Tochterkerne im Theilungsstadium. Weiter fand ich bei *Hyacinthus ciliatus* den secundären Embryosackkern in Vorbereitung zur Theilung und gleich nach der Theilung der beiden Tochterkerne und schliesslich bei *Leucojum aestivum* die vier ersten Endospermkerne in Theilung. So schwierig es ist, den secundären Embryosackkern im Theilungsstadium zu finden, so leicht ist es anderseits, die Theilung der noch freien Endospermkerne in weiter entwickelten Samen zu beobachten. An Alkoholmaterial gelingt es leicht, die erhärtete Protoplasmaschicht, welche meistens schon durch die Einwirkung des Alkohols von der Embryosackwand abgehoben wird, aus dem Embryosack herauszupräpariren. Bei schwacher Vergrösserung kann man dann schnell feststellen, ob Kerntheilungen vorhanden sind oder nicht. Auf diese Weise habe ich die Theilung von noch freien Endospermkernen bei einer Reihe von Pflanzen aus verschiedenen Familien gefunden.

Bei den untersuchten Pflanzen theilen sich die Kerne im protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes ziemlich gleichzeitig, doch so, dass in anatrophen Eichen meistens die Kerne in der Gegend der Mikropyle mit der Theilung beginnen und die Kerne im Chalaza-Ende sich am spätesten theilen. Bei *Caltha palustris* fand ich häufig die jüngsten Kerntheilungsstadien im Chalaza-Ende des Embryosackes; doch in einem Eichen fand ich auch einmal das Entgegengesetzte. Dort waren die jüngsten Stadien im Mikropyle-Ende und die ältesten im Chalaza-Ende. Von orthotropen Eichen habe ich nach dieser Richtung hin nur *Polygonum Bistorta* und *Urtica pilulifera* untersucht. Bei der ersteren

¹⁾ Bot. Zeitung, 1879, Nr. 17 und 18.

²⁾ Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XIV. 1880, p. 105, Fig. 28, Taf. III.

Pflanze schreiten die Kerntheilungen mikropylewärts, bei der zweiten dagegen chalazawärts fort. Ebenfalls schreitet dann auch die Bildung der Zellwände in derselben Richtung als die Kerntheilungen fort. Wenn sich alle Endospermkerne getheilt haben, tritt eine längere Ruhepause ein. Ihre Zahl wird in dieser Zeit im Allgemeinen gleich einer Potenz von 2 sein, da sie durch wiederholte Zweitheilung aus einem Einzigen entstanden sind. So hat schon Hofmeister in seinem Werke „Entstehung des Embryo der *Phanerogamen*“ für *Sorghum bicolor* sehr richtig in Figur 24 auf Taf. XVII zwei Endospermkerne und in den Figuren 25 und 26 je 16 freie Kerne abgebildet.

Da nun die Kerntheilungen stets in einem Ende des Embryosackes beginnen und sich die Theilung von hier aus allmählich auf alle anderen Kerne erstreckt, so findet man nicht selten im Wandplasma des Embryosackes Hunderte von Theilungsfiguren (Fig. 40, Taf. XVII), deren jede folgende ein wenig mehr entwickelt ist als die vorhergehende. Und aus diesem Grunde eignen sich solche Präparate ganz besonders gut zum Studium der Kerntheilung. Dazu kommt noch, dass hier die häufig störenden Zellwände fehlen, und dass man die Theilungsfiguren immer in derselben Lage (senkrecht zur Spindelachse) sieht.

Bei *Leucojum*, *Iris* und den *Aroideen* sollen sich nach Hofmeister¹⁾ um die in der Inhaltsflüssigkeit des Embryosackes frei entstandenen Kerne sphärische Zellen bilden, in denen dann zuweilen noch die Bildung freier Tochterzellen stattfindet. An einer anderen Stelle sagt Hofmeister²⁾ für *Hyacinthus orientalis*: „Wie bei den meisten *Liliaceen*, *Irideen* und *Narcissineen* erfolgt die Bildung des Endosperms in der Weise, dass der Innenwand des Embryosackes die in dessen Inhaltsflüssigkeit freischwimmend entstandenen Zellen sich schichtenweise anlagern.“ Bei allen untersuchten Pflanzen (auch bei *Leucojum*, *Iris* und *Hyacinthus orientalis*) fand ich an erhärtetem Material stets nur den secundären Embryosackkern auf Protoplasmafäden in der Mitte des Embryosackes suspendirt. Sobald mehrere Kerne vorhanden waren, lagen diese in der protoplasmatischen Wandschicht, und in derselben fanden die Kerntheilungen statt. Freie sphärische Zellen habe ich nie ge-

¹⁾ Neue Beobachtungen, Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. I. 1858, p. 181.

²⁾ Entstehung des Embryo, 1849, p. 18.

sehen, sondern jede Zellwand trennte gleich nach ihrem Entstehen zwei benachbarte Zellen, wie in Fig. 47, Taf. XVII für *Agrimonia Eupatoria* abgebildet ist.

Die jungen Zellwände des Endosperms setzen an die Innenwand des Embryosackes an und wachsen in dessen Lumen hinein. Wenn sie eine bestimmte Grösse erreicht haben, werden die noch offenen Zellen auch von der Inhaltsflüssigkeit des Embryosackes durch eine Zellulosewand abgeschlossen. Die so entstandenen Zellen vermehren sich fortan durch Theilung und bilden bald ein geschlossenes Gewebe, welches den Embryo umhüllt.

Zusammenfassung.

Das wichtigste Ergebniss der Untersuchung ist kurz folgendes:

Alle freien Kerne, die nach der Befruchtung im Embryosack der *Angiospermen* auftreten, stammen vom secundären Embryosackkern ab; eine freie Entstehung von Zellkernen findet nicht statt. Ob aber das secundäre Endosperm durch Theilung einer Mutterzelle gebildet wird, oder ob in dieser Mutterzelle zuerst nur Kerntheilungen stattfinden und später um die freien Kerne Zellwände auftreten, scheint nur von der Grösse dieser Zelle abzuhängen. Im Allgemeinen finden wir, dass das secundäre Endosperm in grossen Embryosäcken durch freie Zellbildung, in kleineren dagegen durch Zelltheilung entsteht. Nun kann es auch vorkommen, dass in ein und demselben Embryosack, wie z. B. bei *Lamium album*, in dem einen schmaleren Ende Zelltheilung, im anderen weiteren Ende dagegen nur Kerntheilung stattfindet. Während aber bei *Lamium* die freien Kerne frühzeitig resorbiert werden, können nach Hofmeister um die freien Kerne im oberen Ende des Embryosackes von *Prostanthera violacea* auch Zellwände gebildet werden. Diese Thatsache aber, dass bei einzelnen Pflanzen das secundäre Endosperm zum Theil durch freie Zellbildung, zum Theil durch Zelltheilung gebildet wird, wie ferner der Umstand, dass bei den Pflanzen, deren secundäres Endosperm durch freie Zellbildung entsteht, die Kerne nicht frei entstehen, sondern durch Theilung auseinander hervorgehen, und dass bei vielen Pflanzen nach jeder freien Kerntheilung eine transitorische Zellplatte gebildet wird, lassen die beiden Entwicklungsweisen des secundären Endosperms als nicht wesentlich verschieden von einander erscheinen,

Daraus ergibt sich aber, dass man aus der verschiedenen Entstehungsart des Endosperms keine sicheren Schlüsse auf die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Familien ziehen kann.

Kerntheilung von freien Endospermkernen.

Terminologisches.

Bevor ich zur Beschreibung der Kernfiguren übergehe, will ich kurz die Ausdrücke, deren ich mich bedient, und in welcher Bedeutung ich dieselben gebraucht habe, vorausschicken.

Am entwickelten Kern unterscheide ich, wie zuerst R. Hertwig¹⁾ vorgeschlagen hat, zwei Bestandtheile, Kernsubstanz und Kernsaft. Zur Kernsubstanz rechne ich alle tingirbaren Theile des Kernes, Kernrindenschicht, Kernnetz und Kernkörperchen. Ausserhalb der Kernrindenschicht nehme ich (wenigstens bei einzelnen Kernen) noch eine äusserst feine Kernmembran an, die aus einem von den übrigen Kernbestandtheilen differenten Stoff gebildet ist. Von Kernwand werde ich sprechen, wenn ich es unentschieden lasse, ob die äussere Begrenzung des Kernes nur aus einer Kernrindenschicht, oder nur aus einer Kernmembran, oder aus beiden Theilen gebildet ist. Als Kernsaft bezeichne ich den nicht tingirbaren Rest des Kernes. Die Bezeichnungen Spindelfasern, Kernplatte, Zellplatte behalte ich in derselben Bedeutung bei, als sie Strasburger angewendet hat.

Während jeder Kerntheilung unterscheide ich vier verschiedene Spindelstadien, deren jede zwei Pole, eine Achse und den Aequator besitzt. Die erste oder „primitive Spindel“ scheint nur aus Kernsubstanz gebildet zu sein (Fig. 10 und 19, Taf. XVII). Aus dieser geht die „einplattige Spindel“ (Kernspindel, Strasburger) hervor, indem die Kernsubstanzmassen in den Aequator zusammengedrängt werden (Fig. 1 und 11, Taf. XVII). Mit der Theilung der Kernplatte entsteht die „zweiplattige Spindel“ (Fig. 2 und 12, Taf. XVII). Nach der Bildung der beiden Tochterkerne an den beiden Polen bleibt die „kernplattenlose Spindel“ zurück (Figur 4 und 14, Tafel XVII).

¹⁾ Beitrag zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen, Morpholog. Jahrbuch, Bd. II. S. 63—81.

Specielles.

Bei *Iris sibirica* treten die Theilungsfiguren der Endospermkerne im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes sehr deutlich hervor. Die Kernplatte der einplattigen Spindel besteht aus getrennten Körnchen der Kernsubstanz (Fig. 1, Taf. XVII). Diese Körnchen erscheinen als mittlere Verdickungen der nicht tingirbaren Spindelfasern. Wenn wir diese Theilungsfigur körperlich betrachten, so liegen die Spindelfasern auf der Mantelfläche eines Doppelkegels und die Kernplattenelemente auf der Peripherie des Berührungskreises der beiden Kegel. Das Protoplasma berührt die Elemente der Spindel von allen Seiten. In weiter vorgeschrittenen Stadien hat sich jedes Körnchen der Kernplatte in zwei Theile getrennt, welche an oder in den Spindelfasern den beiden Polen zuwandern. Fig. 2 und 3, Taf. XVII sind solche zweiplattige Spindeln. An den beiden Polen verschmelzen die einzelnen Körnchen zu je einer homogenen Masse, welche die beiden Tochterkerne darstellen (Fig. 4). Zwischen den Tochterkernen ist noch eine Zeit lang die kernplattenlose Spindel zu sehen, die nur aus Spindelfasern gebildet ist. In der Mitte der Spindelfasern wird eine Zellplatte gebildet, die bei ihrem ersten Auftreten aus kleinen Körnchen besteht (Fig. 5), welche sich in Borax-Carmin nicht tingiren. Darauf werden die Zellplatte und die kernplattenlose Spindel wieder rückgebildet und entschwinden schliesslich ganz und gar der Beobachtung. In den homogenen Tochterkernen werden Vacuolen gebildet, indem jedenfalls Flüssigkeit von der Kernsubstanz abgesondert wird. Dadurch wird eine Kernwand abgehoben und die Kernsubstanz zerfällt in zahlreiche Körner, die durch Kernsaft getrennt sind. In diesem Stadium verharren die Kerne längere Zeit, während sie allmählich an Grösse zunehmen. Wenn sie eine bestimmte Grösse erreicht haben, verschmelzen im Innern die Körner zu Fäden, welche die primitive Spindel bilden. Die Kernwand und der Kernsaft sind geschwunden und das umgebende Protoplasma umgiebt die Spindelelemente von allen Seiten. Diese Spindel scheint nur aus Kernsubstanz gebildet zu sein; von Spindelfasern ist noch nichts zu sehen (Fig. 10, Taf. XVII). Letztere treten erst auf, wenn sich die Kernsubstanz im Aequator zu einzelnen Körnern angesammelt hat, und somit die einplattige Spindel gebildet ist.

Während die ersten und letzten Stadien der Kerntheilungen

auch bei verschiedenen Pflanzen nur äusserst geringe Abweichungen darbieten, besitzt die einplattige Spindel keineswegs stets den typischen Bau, wie in Fig. 1, Taf. XVII für *Iris* abgebildet ist.

Bei *Asparagus officinalis*, *Euphorbia myrsinites*, *Chelidonium majus*, *Reseda odorata*, *Viola palustris* und *Oxalis stricta* sind die einplattigen Spindeln sehr klein, doch erkennt man noch deutlich, dass bei diesen Pflanzen die Kernplatte ebenfalls aus getrennten Körnchen besteht, an welche die Spindelfasern ansetzen.

Die einplattigen Spindeln aus dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes von *Staphylea pinnata* waren in einem Falle sämtlich typisch ausgebildet, während in einem anderen Eichen derselben Pflanze die aequatorialen Körnchen der Kernplatte so nahe an einander gelagert waren, dass man die Grenze der einzelnen Körnchen nicht mehr erkennen konnte.

Noch variabler sind die einplattigen Spindeln von *Leucojum aestivum* (Fig. 1, 7, 8, 9, 10, Taf. XVIII), wenn sie auch in demselben Eichen die grösste Ähnlichkeit besitzen. In Fig. 1, Taf. XVIII sind die Kernplattenelemente sehr nahe an einander gereiht und die Spindelfasern bilden zur Ebene des Aequators einen sehr spitzen Winkel. Fig. 6 stellt das Bild einer solchen Spindel schräg von oben gesehen dar. Die Fig. 7 zeigt die einplattige Spindel typisch ausgebildet. In Fig. 8 besteht die Kernplatte aus kurzen Stäbchen, und einzelne Kernplattenelemente liegen seitlich von der Spindel getrennt. In Fig. 9 ist die primitive Spindel mit der einplattigen Spindel identisch; die Kernsubstanzmassen werden nicht vor der Theilung in den Aequator gedrängt und daher werden an den Polen die Spindelfasern gar nicht sichtbar; oder mit anderen Worten: die Kernplattenelemente bestehen aus langen Stäbchen, welche bis zu den beiden Polen reichen. In Fig. 10 besteht die Kernplatte aus ineinandergeschlängelten Fäden, und die Pole sind verhältnissmässig weit vom Aequator entfernt.

Die einplattige Spindel von *Lilium croceum* besitzt eine Kernplatte, die aus eng aneinandergelagerten Stäbchen besteht. Der Verlauf der einzelnen Stäbchen ist nicht genau zu verfolgen; doch sieht man von den Enden derselben die Spindelfasern zu den beiden Polen gerichtet (Fig. 11, Taf. XVII). Auf dieses Stadium folgt bald durch die Quertheilung der einzelnen Stäbchen die zweiplattige Spindel (Fig. 12) und die beiden Kernplattenhälften weichen bis zu den Polen auseinander (Fig. 13). An den Polen verschmelzen die Elemente der Kernplattenhälften zu je einem homogenen Körper, welche die jungen Tochterkerne, nur aus

Kernsubstanz bestehend, darstellen (Fig. 14). Zwischen den Tochterkernen bleibt die kernplattenlose Spindel, welche nur aus Spindelfasern gebildet ist. Ein wenig später erkennt man an den Tochterkernen eine Kernwand, die Kernsubstanz ist in viele Körnchen zerfallen, die im Kernsaft zerstreut liegen. Zwischen den Tochterkernen ist innerhalb der kernplattenlosen Spindel eine homogene Zellplatte gebildet (Fig. 15), die bald stark aufquillt (Fig. 16) und darauf mit dieser Spindel spurlos wieder verschwindet. Man findet dann die Kerne im feinkörnigen Wandplasma ziemlich regelmässig vertheilt und durch einzelne dicke Protoplasmafäden mit den Nachbarkernen verbunden (Fig. 20). Die Kernsubstanz ist zum grössten Theil auf zahlreiche grössere und kleinere Körnchen beschränkt, von denen fast jedes im Innern eine Vacuole besitzt. Ob alle diese Körnchen mit einander in Verbindung stehen, liess sich nicht erkennen. Nur sehr selten konnte man sich überzeugen, dass zwei benachbarte Körnchen durch einen feinen Faden, der ebenfalls aus Kernsubstanz bestand, verbunden waren.

Wenn sich der Kern zur Theilung anschickt, sieht man die Körnchen zu Fäden ausgezogen, die wirr durcheinander laufen (Fig. 17, Taf. XVII). Bald darauf scheint die Kernwand verschwunden zu sein (Fig. 18) und das umgebende Protoplasma drängt sich in die Lücken des Fadenknäuels. Die Fäden werden dann der Länge nach nebeneinander gereiht und stellen die primitive Spindel dar (Fig. 19). Dieses Stadium bleibt verhältnissmässig lange unverändert und erst kurz vor der Theilung der Kernplatte wird die Kernsubstanz in den Aequator zusammengedrängt und dann treten an den Polen die Spindelfasern auf (Fig. 11, Taf. XVII).

Eine einplattige Spindel, deren Kernplatte aus langen Stäbchen zusammengesetzt ist, wie es Fig. 11, Taf. XVII für *Lilium croceum* zeigt, habe ich nur bei *Monocotylen* gefunden und zwar noch bei *Lilium Martagon*, *Fritillaria imperialis* und *Meleagris* und bei *Hyacinthus orientalis*. Eine Mittelform zwischen diesen einplattigen Spindeln und denen, deren Kernplatte aus einzelnen getrennten Körnern besteht, bieten uns die einplattigen Spindeln dar, deren Kernplatten aus kurzen Stäbchen gebildet sind. Solche einplattige Spindeln fand ich bei *Secale cereale*, *Bulbocodium vernum*, *Czackia Liliastrum*, *Polygonatum officinale*, *Leucojum aestivum* (Fig. 8, Taf. XVIII) und bei *Agrimonia Eupatoria*.

Bei *Galanthus nivalis* schien die Kernplatte aus einer ununterbrochenen Masse von Kernsubstanz gebildet zu sein, von welcher einzelne Fortsätze zu den beiden Polen gerichtet waren (Fig. 15

und 16, Taf. XVIII). Ähnlich sind die einplattigen Spindeln bei *Leucojum vernum*, *Tulpia Gesneriana*, *Vicia narbonensis* und *Pisum sativum*.

Häufig findet man die Kernplatte aus dicht aneinander gedrängten Körnern bestehend, wie in Fig. 21, Taf. XVII für *Staphylea pinnata*, in Fig. 31, Taf. XVII für *Dictamnus albus* und in Fig. 11, Taf. XVIII für *Ornithogalum nutans* abgebildet ist. Solche einplattige Spindeln fand ich ausserdem noch bei *Muscaria racemosa*, *Allium odorum*, *Convallaria majalis*, *Sisyrinchium iridifolium*, *Caltha palustris*, *Alliaria officinalis*, *Evonymus latifolius*, *Circaea lutetiana*, *Primula elatior* und *Cuscuta europaea*.

Endlich kann die Kernplatte aus einer homogenen Masse von Kernsubstanz bestehen. So bei *Hemerocallis graminea*, *Urtica pilulifera*, *Corydalis cava*, *Corydalis pallida* und *lutea* und bei *Cynoglossum officinale*.

Im Embryosack einiger Pflanzen habe ich noch die Theilung von freien Endospermkernen gefunden; doch war die Theilung so weit vorgeschritten, dass ich die einplattige Spindel nicht beobachtet habe. Dieses war der Fall bei *Tradescantia virginica*, *Luzula pilosa*, *Pulsatilla vulgaris*, *Armeria vulgaris*, *Polygonum*, *Bistorta*, *Malva rotundifolia*, *Cytisus Laburnum* und *Senecio vulgaris*.

Bei *Staphylea pinnata* wird nach der Theilung zwischen den Tochterkernen innerhalb der kernplattenlosen Spindel eine feste transitorische Zellplatte gebildet (Fig. 25, Taf. XVII). Vor der Bildung der Spindel kann sich die Kernsubstanz zu einer homogenen Masse zusammenballen (Fig. 28, Taf. XVII). Dasselbe Verhalten fand ich auch zuweilen bei *Leucojum aestivum* (Fig. 34 und 35, Taf. XVIII).

Nach jeder Theilung der freien Endospermkerne von *Dictamnus albus* wird die transitorische Zellplatte nur schwach angedeutet (Fig. 35, Taf. XVII). Bei *Corydalis cava*, *C. pallida*, *Euphorbia myrsinites*, *Urtica pilulifera*, *Vicia narbonensis* und *Agrimonia Eupatoria* tritt keine Zellplatte auf.

In den Kernkörperchen der entwickelten Kerne von *Dictamnus* werden häufig grosse Vacuolen gebildet (Fig. 36 und 37, Taf. XVII). Von noch bedeutenderer Grösse sah ich Vacuolen in den Kernkörperchen der secundären Embryosackkerne von *Loasa tricolor* (Fig. 43, Taf. XVII). In einem Falle traf ich ein solches Kernkörperchen direkt vom Protoplasma umgeben (Figur 44, Tafel XVII); der Kerncontour war verschwunden. Leider konnte ich

hier nicht feststellen, ob das Eichen befruchtet war, oder ob die Befruchtung ausgeblieben war und der secundäre Embryosackkern daher vielleicht in Rückbildung begriffen war.

Während sich die Kerne im protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes meistens durch Zweitheilung vermehren, hatte ich einige Male Gelegenheit abnorm ausgebildete Spindeln zu beobachten, bei denen die Spindelfasern nach drei verschiedenen Punkten convergiren. Den einen Fall hat Strasburger in der dritten Auflage seines Buches über „Zellbildung und Zelltheilung“ für *Reseda odorata* in Fig. 28, Taf. XVII abgebildet. Die Spindelfasern convergiren hier nach drei verschiedenen Polen. Aus der Fig. 29, Taf. XVII (*l. c.*) kann man aber aus dem Grunde nicht auf eine stattgefundene Dreitheilung schliessen, als ein Kern von dem mittleren verdeckt ist. Die feine Protoplasmaschicht ist nämlich beim Herauspräpariren aus dem Embryosack nicht sorgfältig ausgebreitet, so dass sie umgeschlagen ist und daher an dieser Stelle aus einer doppelten Lage besteht. Ein Kernpaar liegt in der oberen, ein zweites in der unteren Protoplasmaschicht.

In Fig. 2, 3 und 4 auf Taf. XVIII sind einige abnorm ausgebildete (dreipolige) Spindeln aus dem Embryosack von *Leucosium aestivum* abgebildet. Ganz in der Nähe derselben hatten die übrigen einplattigen Spindeln das Aussehen, wie Fig. 1, Taf. XVIII zeigt. Aehnliche dreipolige Spindeln fand ich auch im Embryosack von *Ornithogalum nutans* (Fig. 12, 13 und 14, Taf. XVIII). Diese lagen ebenfalls zwischen normal ausgebildeten einplattigen Spindeln (Fig. 11) zerstreut.

Im Embryosack vieler (wenn nicht aller) *Papilionaceen* werden, wie schon Hegelmaier¹⁾ und Strasburger²⁾ erwähnt haben, die noch freien Endospermkerne, welche durch wiederholte Zweitheilung aus dem secundären Embryosackkern hervorgegangen sind, zum grössten Theil wieder rückgebildet. Endospermzellen werden nur in der Nähe des Embryo gebildet. Die in Rückbildung begriffenen Kerne nehmen bedeutend an Grösse zu, schliesslich schwindet die Kernwand, der Kernsaft mischt sich mit dem umgebenden Protoplasma und die Kernsubstanz zerfällt unter Bildung von Vacuolen im Innern in kleine Stücke, die später spurlos im Protoplasma

¹⁾ Bot. Zeitung 1880, Nr. 8 Sp. 131.

²⁾ Bot. Zeitung 1880, Nr. 51 Sp. 865.

verschwinden. Fig. 26, 27 und 28, Taf. XVIII stellen solche Stadien des Zerfalls von Kernen aus dem Wandplasma des Embryosackes von *Phaseolus vulgaris* dar. Im Embryosack von *Leucojum aestivum* fand ich an einer Stelle ähnliche Bilder (Fig. 36 und 37, Taf. XVIII), die ebenfalls auf ein Zerfallen von Endospermkernen schliessen lassen.

Allgemeines über die Kerntheilung.

Wenn wir vorhin die Verschiedenheiten kennen gelernt haben, welche bei der Theilung von Zellkernen vorkommen können, so wird es auf der anderen Seite nicht weniger interessant sein, die Gleichartigkeit dieser Vorgänge aufzusuchen. Indem wir dieses thun, werden wir zugleich das Wesentliche vom Unwesentlichen trennen; denn wir können annehmen, dass das Gemeinsame wesentlich ist, und die individuellen Verschiedenheiten zum Verständniss des Theilungsvorganges weniger wichtig sind. Im Folgenden werde ich daher gleichsam ein Schema der Kerntheilung entwerfen, welches aus den Theilungsfiguren von freien Endospermkernen an den oben aufgezählten Pflanzen gewonnen ist. Was die Art der Beschreibung anbetrifft, so werde ich die Entwicklung des Kernes von dem Augenblicke an, wo er ein einheitliches Ganze darstellt, bis zu der Zeit verfolgen, wo aus dem Mutterkern zwei diesem ähnliche Tochterkerne entstanden sind. Da aber schon längst von verschiedenen Seiten die Aehnlichkeit der Kerntheilungsvorgänge im Pflanzen- und Thierreich hervorgehoben ist, so werde ich auch die verschiedenen Ansichten von einigen Autoren auf diesem Gebiete mittheilen.

Der junge Zellkern, welcher aus einer Kernplattenhälfte hervorgegangen ist, erscheint zunächst als ein völlig homogener Körper stark lichtbrechender Substanz, die sich in Farbstofflösungen weit intensiver imbibirt, als das umgebende Protoplasma. In den Fällen, wo eine homogene Kernplatte vorhanden ist, wie z. B. bei *Galanthus nivalis*, sind die Tochterkerne gleich nach der Theilung der Kernplatte gebildet. Wo jedoch die Kernplatte aus getrennten Elementen besteht, findet die Bildung der Tochterkerne erst an den Polen statt, indem hier die Hälften der einzelnen Körner oder Stäbchen zu einem einheitlichen Körper verschmelzen. Der Kern besteht in diesem Stadium scheinbar nur aus Kernsubstanz, von Kernsaft oder einer differenzirten Kernwand lässt sich nichts erkennen. Die Art seiner Entste-

hung, die leichte Veränderlichkeit seiner Form, wie auch das Vermögen Vacuolen im Innern zu bilden, lassen schliessen, dass wir es hier mit einer zähflüssigen, dem Protoplasma ähnlichen Materie zu thun haben.

Indem im Innern des jungen Kernes zahlreiche Vacuolen gebildet werden, der Inhalt der Vacuolen an vielen Stellen zusammenfliesst, zerfällt die Kernsubstanz in viele grössere und kleinere Massen, die häufig noch durch zarte Fädchen in Verbindung stehen. Auf diese Weise entstehen aus der einheitlichen Kernsubstanz zahlreiche Kernkörperchen, die daher auch alle Eigenschaften der Kernsubstanz besitzen. Die Flüssigkeit, welche sich zuerst nur in den Vacuolen befand, stellt den Kernsaft dar, der die Kernkörperchen umgiebt. Ob im entwickelten Kern alle Kernkörperchen durch Kernsubstanz in Verbindung stehen, konnte nicht beobachtet werden. Eine solche Verbindung wird aber durch die Art der Entstehung der Kernkörperchen aus der einheitlichen, protoplasmaähnlichen Masse des jungen Kernes wahrscheinlich gemacht.

Der Kernsaft ist scharf gegen das Protoplasma abgegrenzt. Ob zwischen Protoplasma und Kernsaft eine aus differentem Stoff gebildete Membran besteht, liess sich auf dieser Stufe der Entwicklung nicht sicher feststellen. Ich nehme an, dass das Protoplasma, wie es überall nach aussen hin sich mit einer dichteren Schicht umgiebt, auch um einen differenten Körper, in diesem Falle um den Zellkern eine dichtere Beschaffenheit annimmt. Wenn dieses der Fall ist, so ist der Kern bei seinem ersten Entstehen von einer Membran umgeben, die das Product der chemischen Vereinigung von Kernsubstanz und Protoplasma ist.

Ansichten verschiedener Autoren.

Zuerst hat Auerbach¹⁾ die Aehnlichkeit der Nucleolarsubstanz mit dem Protoplasma hervorgehoben. Er führt vor Allem folgende Eigenschaften an, die beiden Körpern gemeinsam sind: „die Fähigkeit und Neigung, im lebendigen Zustande Vacuolen in sich zu entwickeln,“ das Vermögen, amöboide Formveränderungen auszuführen und „die Fä-

¹⁾ Organologische Studien, Heft 1, 1874, p. 167 und 168.

higkeit zu organischem Wachsthum und zur Vermehrung durch Selbsttheilung.“ Diese Aehnlichkeit macht es Auerbach¹⁾ sehr wahrscheinlich, „dass die Nucleoli aus einer Substanz bestehen, welche mit dem Protoplasma junger Zellen identisch ist.“ Ueber die Entstehung der Kernmembran sagt Auerbach²⁾ folgendes:

„Der Kern ist bei seiner Entstehung eine Art Vacuole, d. h. eine tropfenförmige Ansammlung einer vom eigentlichen Protoplasma verschiedenen, dickflüssigen, hellen und homogenen Substanz in einer anfangs wandungslosen, d. h. nicht durch eine besondere Schicht eingeschlossenen Höhle des Protoplasma. Nachträglich verdichtet sich eine der Oberfläche des Tropfens anliegende Grenzschicht des Protoplasma zu einer besonderen Wandung der Kernmembran. Die Kernhöhle ist also das Primäre am Kern, seine Membran ein äusseres Accidens.“ Schon vor Auerbach hatte la Valette St. George³⁾ amöboide Kernkörperbewegung beschrieben, und die sogen. Nucleolini als Vacuolen im Keimfleck erklärt. Auch hatte Strasburger⁴⁾ die Theilung der Kernkörperchen in zwei neue Nucleoli beobachtet. Es standen jedoch damals diese Angaben so vereinzelt da, dass man sie nicht als charakteristische Eigenschaften der Kernkörperchen ansehen konnte.

Später wurden auch von Brandt⁵⁾, Eimer⁶⁾ und Greff⁷⁾ amöboide Bewegungen an Keimflecken wahrgenommen, und ebenso von Kidd⁸⁾ solche an den Kernkörperchen in den Zellen des Mundepithels vom Frosch. Bütschli⁹⁾ unterscheidet am diffe-

¹⁾ l. c. p. 165.

²⁾ Zelle und Zellkern, Beiträge zur Biologie der Pflanzen von Cohn Bd. II. p. 6.

³⁾ Ueber den Keimfleck und die Deutung der Eitheile. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. II. 1866, p. 56.

⁴⁾ Die *Coniferen* und die *Gnetaceen*, Jena, 1872, p. 85.

⁵⁾ Ueber aktive Formveränderungen des Kernkörperchen, Arch. f. mikr. A. Bd. 10, p. 507.

⁶⁾ Ueber amöboide Bewegungen des Kernkörperchens, Arch. f. mikr. A. Bd. 11, p. 325.

⁷⁾ Jahresber. über Fortsch. d. Anat. u. Physiol. Bd. V. 1876, p. 41.

⁸⁾ Observations on spontaneous movement of nucleoli, Quart. journ. of microscop. science, 1875. V. 15.

⁹⁾ Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Abhandl. der Senckenb. naturf. Gesellsch. Bd. X.

renzirten Kern die Kernmaterie von der Kernflüssigkeit. Die Kernmaterie kann allein für sich einen Kern bilden; sie differenzirt sich später in Hülle und Inhaltskörper, welch letztere als Kernkörperchen oder faserige Gebilde erscheinen können.

Bütschli sagt ausdrücklich (l. c. p. 197). „Eine weitere Folge ist jedoch auch die Zusammengehörigkeit der sogenannten Membran der thierischen Kerne und deren Binnenkörper; beide sind Differenzierungsprodukte eines ursprünglich homogenen Körperchen und es ist daher ganz verfehlt, wenn Auerbach die Membran der Kerne als eine vom umgebenden Protoplasma erzeugte Umhüllung auffasst.“ An einer anderen Stelle sagt Bütschli¹⁾: „Die grossen Keimzellen aus den Hoden von *Blatta germanica* enthalten nichts, was man Kernkörper bezeichnen könnte, dagegen eine beträchtliche Anzahl dunkle Körner (nach Essigsäurebehandlung), die alle, indem sie sich in Fasern fortsetzen, mit einer gewissen Strecke der Kernhülle in Verbindung treten.“

v. Beneden²⁾ erkennt im Kern des reifen Eies von *Asteracanthion rubens*, der von einer feinen Membran umgeben ist, einen Nucleolus und mehrere von diesem chemisch differente Körperchen, die Pseudonucleolen, welche in einem das Innere des Keimbläschens durchziehenden veränderlichen feinen Netze einer feinkörnigen Substanz, „Nucleoplasma“, suspendirt sind. Die jungen Kerne bestehen aus einer homogenen Materie „essence nucléaire.“ Aus dem Protoplasma wird beim Wachsthum des Kernes noch der Kernsaft aufgenommen. Aus der Vereinigung von Kernessenz und Kernsaft entsteht die Kernsubstanz. Die Membran und die Kernkörperchen bestehen ausschliesslich aus essence nucléaire. Beide lösen sich vor der Theilung in der Kernsubstanz auf, wodurch der Kontour des Kernes schwindet. Die Vacuolen im Kernkörperchen sind das Produkt der Vereinigung von Nucleolarsubstanz mit dem Kernsaft.

Sehr ausführliche Angaben über die Bestandtheile des Kernes

¹⁾ Mittheilung über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung, Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. 25, 1875, p. 432.

²⁾ Contributions à l'histoire de la vésicule germinative, Bull. de l'acad. roy. de Belgique. P. 41, 1876.

der Ganglienzelle giebt Schwalbe¹⁾. Derselbe hat beobachtet, dass die Kernkörperchen feine Ausläufer besitzen, die von derselben Substanz gebildet sind als die Kernkörperchen und die Kernmembran, nämlich von Nucleolarsubstanz. Wenn im Innern des Kernes die Nucleoli fehlen, treten dafür wandständige Kernkörperchen auf, die mit der Kernmembran eng verschmolzen sind. „Die Substanz, aus der die spätere Kernmembran und die Nucleoli bestehen, ist anfangs gleichmässig durch den ganzen Kern vertheilt und füllt denselben mehr oder weniger vollkommen aus, indem sie von zahlreichen mit einer anderen Masse erfüllten Vacuolen durchsetzt ist. Beim Wachsthum des Kernes nimmt die Vacuolensubstanz zu, ohne dass eine wesentliche Zunahme des anderen Kernbestandtheils zu constatiren wäre. Die Folge davon ist, dass letztere in verschiedene Portionen zerrissen wird, von denen eine stets die Oberfläche des Kernes einnimmt, zur sog. Kernmembran wird, mit einer Anzahl zackiger Vorsprünge, den wandständigen Kernkörperchen, in das Innere des Kernes hineinragt, während andere Portionen sich zu einem oder mehreren Nucleolis zusammenballen. In dem Maasse, als die helle Substanz im Innern des Kernes zunimmt, werden die inneren Prominenzen der Kernmembran in Folge zunehmender Ausdehnung des letzteren immer mehr verstreichen. Man kann also den ganzen Prozess als eine Vacuolisirung auffassen, ähnlicher Art, wie sie innerhalb der Pflanzenzellen zur Scheidung von Protoplasma und Zellsaft führt. Ich werde hinfort den glänzenden, die Kernmembran und die Kernkörperchen constituirenden Bestandtheil der fertigen Kerne als Nucleolarsubstanz bezeichnen, den wasserklaren das Innere des Kernes erfüllenden als Kernsaft.“ Ferner betont Schwalbe an den Kernen vieler Ganglienzellen das Fehlen einer Kernmembran. „Der helle klare Kernsaft wird unmittelbar von der Zellsubstanz begrenzt.“

R. Hertwig²⁾ unterscheidet im Kern zwei Bestandtheile, die

¹⁾ Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzelle, Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. 10. 1876 p. 29 u. ff.

²⁾ Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen, Zoolog. Jahrb. Bd. II. 1876.

Kernsubstanz und den Kernsaft. Die Kernsubstanz ist durch automatische Bewegungen charakterisirt, die sich entweder in amöboiden Formveränderungen kund geben, oder in bestimmten Richtungen vor sich gehen, und dann zur Kerntheilung führen. Die starke Lichtbrechung und die Einwirkung verschiedener chemischer Reagentien zeigen, dass die Kernsubstanz einen vom Protoplasma verschiedenen Stoff darstellt. Die Kernkörperchen, welche vorwiegend die Kernsubstanz enthalten, sind die Träger der Kernfunctionen. Der Kernsaft ist eine Flüssigkeit, welche die Kernsubstanz durchtränkt. Das Netzwerk im Kern scheint ein protoplasmatisches Gebilde zu sein. „Wahrscheinlich communicirt dasselbe mittelst feiner Poren der Nucleusmembran mit dem umgebenden Protoplasma der Eizelle, von welchem es wie es scheint auch seiner Entstehung nach abgeleitet werden muss“¹⁾.

Nach der Vertheilung der beiden Kernbestandtheile unterscheidet R. Hertwig primitive und secundäre Kerne. Die primitiven Kerne erscheinen homogen; die Kernsubstanz ist gleichmässig vom Kernsaft durchtränkt (Embryonale Kerne, Eikern von O. Hertwig, Kerne der Furchungszellen, Kerne der *Infusorien*, *Monothalamien*, *Foraminiferen*). Zu den secundären Kernen gehören alle diejenigen, bei denen eine Sonderung der beiden Kernbestandtheile stattgefunden hat. Dies führt im einfachsten Falle zum Auftreten von Vacuolen in der Kernsubstanz (Pflanzenkerne); oder aber die Kernsubstanz zerfällt in mehrere Nucleolen, die mit dem Kernsaft von einer Kernrindenschicht umgeben sind (bei *Actinosphäriden*). Die Kernrindenschicht besteht wie die Nucleolen aus Kernsubstanz. Eine weitere Differenzirung der Kerne findet statt, wenn eine wirklich chemisch differente Kernmembran gebildet wird (Keimbläschen vieler Eier, *Infusorien*-Kerne). Letztere verhält sich zur Kernrindenschicht wie die Zellmembran zur Hautschicht des Protoplasma. Schliesslich können noch die Kernkörperchen unter sich und mit der Kernmembran durch ein Protoplasmanetz verbunden werden.

Flemming²⁾ fand in den Kernen der verschiedensten Gewebszellen von *Salamandra* schon im lebenden Zustande feine Netze aus einer Substanz gebildet, die von der übrigen Masse

¹⁾ l. c. p. 77.

²⁾ Beobachtungen über die Beschaffenheit des Zellkerns. Arch. f. mikros. A. Bd. XIII.

des Kernes wie auch vom umgebenden Protoplasma (R. Hertwig s. oben) chemisch verschieden ist. Nach Anwendung der Hermann'schen Anilinfärbung werden einzelne Theile des Kernnetzes stärker tingirt als andere, woraus sich auf Stellen von differenter Beschaffenheit des Netzgerüstes schliessen lässt. In dem Netz sind die Nucleolen und Nebennucleolen, zwei Körper von verschiedenartiger Substanz, suspendirt. Von der Kernmembran sagt Flemming¹⁾: „Es macht mir den Eindruck, dass die Kernmembran nicht entsteht, indem eine zusammenhängende Schicht ausgeschieden würde oder sich verfestigte, sondern, indem periphere Theile des Gerüstes sich zu einer dünnen Wandschicht²⁾ an der Grenze des Plasma vereinigen.“ Später hat Flemming³⁾ noch besonders das Verhalten der Nucleolen bei der Kerntheilung beobachtet, ohne zu einem befriedigenden Resultat zu gelangen. „Für *Salamandra* liess sich dabei ganz sicher stellen, dass sie (die Nucleolen) schon in sehr frühen Stadien des Mutterknäuls verschwunden sein können und dass sie, umgekehrt entsprechend, erst in den spätesten Tochterstadien wieder auftreten. In beiden Fällen zeigen sich die betreffenden Körperchen übrigens als Verdickungen der Netzbälkchen; ob sie schon den eigentlichen Nucleolen entsprechen, oder nur Verdickungen der Bälkchen, in welchen noch die Nucleolen als besondere Körper liegen, oder sich bilden werden, ist hier nicht zu entscheiden.“

In den farblosen Blutzellen von *Triton* hat Stricker⁴⁾ Formveränderungen der Zellkerne wie auch amöboide Bewegungen des inneren Gerüstes wahrgenommen. Die Kernhülle ist häufig unterbrochen, zuweilen kann sie bis auf ein Drittel oder auf die Hälfte ihres früheren Umfanges reducirt werden, so dass das Innengerüste dann continuirlich in den Zelleib übergeht. Da die Kernhülle und das Gerüste gleichartig zu sein scheinen, bezeichnet Stricker

¹⁾ Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16.

²⁾ Diese Wandschicht würde der Kernrindenschicht von R. Hertwig entsprechen.

³⁾ Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Arch. f. mikros. Anatomie. Bd. 18, 1880, p. 195.

⁴⁾ Beobachtungen über die Entstehung des Zellkerns, Sitzungsberichte d. Wien. Acad. Bd. 76. III. Abth.

beide als Kernsubstanz und die hellere Masse in den Maschen als Kernsaft. „Der freie Kern mit dem beweglichen Innengerüst ist nichts anderes als ein abgekapselter Zellleib¹⁾. Ferner sagt Stricker²⁾: „Die Kernkörperchen sind eben Theile oder Reste eines amöboiden Körpers im Kerne. Theile, insofern sie Bestandtheile des Reticulums sind, wie es Flemming und auch Eimer annehmen; Reste hingegen, wenn das Reticulum zerreisst.“ „Wenn man Kerne mit lebhaft amöboidem Reticulum beobachtet, so sieht man, dass Kernkörperchen, respective einzelne Knotenpunkte des Reticulums, unter den Augen entstehen und schwinden.“

Ebenfalls beobachtete Unger³⁾ in den Kernen von verschiedenen Gewebszellen vom Frosch, Triton, Hund, Kaninchen und Mensch Bewegungen des Innengerüsts und Brandt⁴⁾ nahm Formveränderungen am Keimbläschen und amöboide Bewegungen des Keimfleckes wahr. „Die amöboide Beweglichkeit (des Keimfleckes) veranlasst nicht selten das Loslösen einzelner Partikel, welche, wie der Keimfleck selbst, amöboid contractil sind. Die Zahl und Grösse dieser gelegentlich wieder zusammenfliessenden Partikel ist eine äusserst verschiedene. Bisweilen zerfällt der Keimfleck in eine Anzahl untereinander mehr oder weniger gleicher Theile oder es lösen sich von ihm so zahlreiche Stücke, dass seine Hauptmasse verdeckt wird, oder endlich der ganze Keimfleck ist in feine Körnchen zerfallen, so dass er zu fehlen scheint und man füglich von einem granulirten Keimbläschen reden kann“⁵⁾.

Klein⁶⁾ konnte sich überzeugen, dass die Kerne der verschiedenartigsten Zellen von *Triton cristatus* eine deutlich ausgeprägte netzförmige Structur besitzen. Dies intranucleare Netzwerk steht mit einem ähnlichen des Zellleibes, dem intracellularen

¹⁾ l. c. p. 14.

²⁾ l. c. p. 22.

³⁾ Ueber amöboide Kernbewegungen in normalen und entzündeten Geweben. Wien. med. Jahrb. 1878.

⁴⁾ Das Ei. 1878.

⁵⁾ l. c. p. 179.

⁶⁾ Observations on the structure of cells and nuclei, Quart. journ. of micros. science. 1878. p. 315 und ff.

Fasernetz, in Verbindung. Die Membran des Kernes besteht aus zwei Schichten, einer äusseren dichteren — der eigentlichen Grenz-
haut — und einer inneren, welche aus derselben Substanz als das
Netzwerk besteht. Die Kernkörperchen sind nur Verdichtungen
der Netzbalken. An einer anderen Stelle ¹⁾ sagt Klein: „Diese
Nucleolen bestehen ganz aus derselben stark licht-
brechender Substanz als die Fäden des Netzes und
hängen mit diesen allenthalben zusammen, sind also
nur verdickte Partien desselben. Die dickeren Fä-
den des Netzes zeigen zuweilen kleinere oder grössere
Vacuolen und dasselbe ist auch der Fall mit
den Nucleolen; dieses ist somit ein weiterer Grund,
die Nucleolen als einfache Verdickungen der Netz-
fäden zu betrachten.“ Zuweilen kann das Netzwerk ganz
gleichmässig ausgebildet sein und dann fehlen die Kernkörperchen.

Strasburger ²⁾ rechnet zur Kernsubstanz alle tingirbaren
Theile des Kernes, die Kernwand, die Körner und Netze, wie auch
die Kernkörperchen. Von der Kernsubstanz wesentlich verschie-
den ist der Kernsaft, welcher die Räume zwischen den geformten
Kerntheilen erfüllt. „In gewissen Fällen scheint sich das
umgebende Protoplasma an der Bildung der Kern-
wandung zu theilnehmen. Die Kernwandung würde
dann nur zum Theil der Kernsubstanz angehören.“
„Das Abheben der Membran bei den meisten pflanz-
lichen Kernen wird jedenfalls durch Aufnahme wässriger
Flüssigkeit aus der Umgebung veranlasst. Diese
bildet den Kernsaft“ ³⁾.

Allgemeines über die Kernbestandtheile.

Wie sehr auch die Ansichten über die Zusammensetzung des
Zellkernes auseinander gehen, so scheint doch aus der Gleich-
artigkeit der an den verschiedensten Stellen gewonnenen einzelnen
Resultate hervorzugehen, dass überall stets dieselben Vorgänge
wiederkehren.

Ueber die Gleichheit oder Verschiedenheit der einzelnen Be-
standtheile muss aber vor Allem die Entwicklung des Kernes von

¹⁾ Ein Beitrag zur Kenntniss des Zellkernes u. s. w., Centralbl.
f. d. med. Wiss. 1879, p. 291.

²⁾ Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. 1880, p. 322.

³⁾ l. c. p. 336.

seinem ersten Auftreten als einheitliches Ganze an Aufschluss geben. Indem ich diese ersten Differenzirungen des Kernes verfolgte, gelangte ich zu Resultaten, die im Wesentlichen mit denen von Bütschli, Schwalbe, R. Hertwig, Stricker, Klein und Strasburger übereinstimmen.

Wenn Bütschli die Kernmembran zur Kernsubstanz hinzurechnet und Auerbach dieselbe als eine Grenzschrift des Protoplasma ansieht, so liegt die Differenz nur darin, dass Bütschli die Kernrindenschicht (R. Hertwig) nicht von der Kernmembran unterscheidet. Von R. Hertwig's Ansicht unterscheidet sich meine nur dadurch, dass ich das intranucleare Netzwerk nicht als ein protoplasmatisches Gebilde auffasse, sondern es zur Kernsubstanz gehörig betrachte. Mit Klein theile ich nicht die Ansicht, dass das intranucleare Netzwerk mit dem intracellularen in direkter Verbindung steht.

Wenn R. Hertwig¹⁾ die Nucleoli, welche vorwiegend die Kernsubstanz enthalten, als „die Träger der Kernfunctionen“ ansieht und in ihnen „die Thätigkeitscentren des Kernes“ erblickt, so möchte ich sagen: Das Wesen des Kernes ist allein durch die Kernsubstanz bedingt; denn der jugendliche Kern besteht nur aus Kernsubstanz, der Kernsaft wird durch die Vacuolenentwicklung erst später gebildet. Da die im entwickelten Kern vorhandenen Kernkörperchen nur unveränderte Theile der vorhin einheitlichen Kernsubstanz darstellen, so ist die Bezeichnung „Kernkörperchen“ überflüssig.

Die Kernmembran, welche aus einem von der Kernsubstanz verschiedenen Stoff besteht, betrachte ich mit Auerbach²⁾, O. Hertwig³⁾ und Strasburger⁴⁾ als ein Differenzirungsprodukt des angrenzenden Protoplasma, „als ein accidentelles Gebilde des Kernes.“

Bei der Kernvermehrung theilt sich nur die Kernsubstanz, welche vorher als Kernkörperchen, Netzwerk oder Kernrindenschicht vorhanden war. In den Fällen, wo sehr viele Kernkörperchen im

¹⁾ Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen, Zoolog. Jahrbuch; Bd. II. 1876, p. 75.

²⁾ Zelle und Zellkern, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Cohn, H. 2. 1877. p. 6.

³⁾ Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung d. thier. Eies, Morpholog. Jahrb. Bd. I. 1876, p. 349.

⁴⁾ Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl. p. 322.

entwickelten Kern vorhanden sind, wird vor der Theilung ein wirr durcheinanderlaufender Knäuel gebildet. Wenn dagegen die Kernsubstanz vorwiegend nur auf wenige Kernkörperchen vertheilt gewesen ist, kann es vorkommen, dass die Kernsubstanz vor der Theilung zu einem einheitlichen Körper sich zusammenballt. In diesen Stadien pflegt meistens der Kernsaft zu schwinden und das Protoplasma tritt unmittelbar an die Kernsubstanz heran. Vielleicht hat der Kern vorher eine von der Kernsubstanz chemisch differente Membran besessen, welche jetzt aufgelöst oder gesprengt ist und somit das Protoplasma von dem Kernsaft nicht mehr trennt. Bald darauf sieht man die Fäden des Knäuels regelmässiger nebeneinander gereiht, so dass die primitive Spindel entsteht, die bereits zwei Pole erkennen lässt. Wenn die Kernsubstanz vor der Theilung zu einem Klümpchen zusammengeballt war, so zerfällt dieses wieder in einzelne kurze Stäbchen, welche ebenfalls nach zwei verschiedenen Punkten gerichtet werden.

Vor der Theilung wird dann die tingirbare Kernsubstanz in den Aequator zusammengedrängt und an den beiden Polen treten die nicht tingirbaren Spindelfasern auf, welche bei allen verschiedenen Spindelformen mit Ausnahme der in Fig. 9, Taf. XVIII abgebildeten beobachtet sind. Zuweilen sind die Spindelfasern nur schwer wahrnehmbar; doch treten sie dann nach Einwirkung von Essigsäure hinreichend deutlich hervor. Die Ansammlung der Kernsubstanz im Aequator ist auch von Flemming¹⁾ besonders betont worden: „es tritt immer ganz unfehlbar ein Stadium dazwischen ein, wo die Fäden in den Aequator zusammengedrängen.“

Was die Spindelfasern anbetrifft, so bin ich geneigt, dieselben nicht als massive Stäbchen, sondern als Röhren oder Schläuche anzusehen, welche die Kernsubstanz einschliessen. Zu dieser Ansicht bin ich auf demselben Wege wie früher Bütschli²⁾ und Strasburger³⁾ gelangt, nämlich dadurch, weil es mir schien, dass bei einzelnen einplattigen Spindeln (Fig. 1, Taf. XVII) die Kernplattenelemente Verdickungen der Spindelfasern darstellten und dass die Kernsubstanz beim Auseinanderweichen der Kernplattenhälften nur in den Spindelfasern sich bewegt. Ich denke

¹⁾ Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Theil II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18, 1880, p. 169.

²⁾ Eizelle, Zelltheilung u. s. w. Abhandl. der Senckb. naturf. Ges. Bd. X p. 192.

³⁾ Zellbild. und Zellth. III. Aufl., 1880, p. 326.

mir, dass die Spindelfasern aus dem umgebenden Protoplasma gebildet sind, indem dieses, sobald es an die primitive Spindel hintritt, die einzelnen Elemente derselben mit einer dichten Hautschicht umgiebt. Dann würden die Spindelfasern in derselben Weise entstehen wie die Kernmembran, und beide müssten aus derselben Substanz bestehen. Die kernplattenlose Spindel würde demnach nur die Hülle der primitiven Spindel darstellen. Die von Baranetzky¹⁾ beschriebenen Spindelfasern um die wurstförmig gewundenen Kernsubstanzmassen in den Pollenmutterzellen von *Tradescantia virginica* möchte ich auch nicht als Artefacte, sondern als spirale Verdickung der Spindelfasern ansehen.

Wenn wir aber annehmen, dass die Kernsubstanz sich in feinen Schläuchen bewegt, so hängt die Gestalt der einplattigen Spindel nur von der Widerstandsfähigkeit und Elasticität der Schläuche und von der Grösse der Kraft ab, welche die Kernsubstanzmassen in den Aequator zusammendrängt. Besitzen die Schläuche eine grosse Elasticität, so wird die Kernplatte aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt sein (Fig. 1, Taf. XVII), sind sie sehr widerstandsfähig, so wird die Kernplatte aus Stäbchen gebildet sein (Fig. 11, Taf. XVII), sind die Schläuche aber schwach gebaut, so werden sie im Aequator gesprengt werden, die austretende Kernsubstanz fliesst zusammen und bildet eine homogene Kernplatte (Fig. 31, Taf. XVII).

Nach jeder freier Kerntheilung wird bei vielen Pflanzen zwischen den beiden Tochterkernen im Aequator der kernplattenlosen Spindel eine transitorische Zellplatte mehr oder minder deutlich ausgebildet. Mit der Zellplatte verschwindet auch die kernplattenlose Spindel wieder, und die Kerne werden, wenn die feinkörnige Protoplasmaschicht sehr zart ist, durch einzelne stärkere Protoplasmafäden verbunden (Fig. 20 und 46, Taf. XVII).

Häufig fand ich an Präparaten von *Lilium croceum*, *L. Martagon*, *Fritillaria imperialis*, *Polygonum Bistorta* und *Caltha palustris* neben den schon weit vorgeschrittenen Theilungsfiguren sehr feine Häutchen liegen, die sich in Methylgrün oder Borax-Carmin nicht tingirten (Fig. 22, 23, 24, 25, Taf. XVIII). Vielleicht sind diese Häutchen als Membranen der Mutterkerne zu betrachten, die vor ihrer Auflösung gesprengt und abgeworfen wurden.

¹⁾ Die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger *Tradescantien*, Bot. Zeit. 1880, Nr. 15—17, Sp. 285. Fig. 41, Taf. V.

Zellwandbildung und Kernverschmelzung.

Wenn der Embryosack fast seine definitive Grösse erreicht hat, beginnt die Zellwandbildung um die noch freien Endospermkerne. Die ersten Zellwände treten in anotropen Eichen in der Gegend der Mikropyle zuerst auf und ihre Bildung schreitet von hier chalazawärts fort. Sie scheinen zuerst aus kleinen Körnchen zu bestehen, die zu geraden Reihen in der Regel in der Mitte zwischen je zwei benachbarten Kernen angeordnet sind (Fig. 45 und 47, Taf. XVII, Fig. 30, Taf. XVIII). Diese kleinen Körnchen werden durch Borax-Carmin oder Methylgrün nicht tingirt. Ob dieselben an Ort und Stelle gebildet werden, oder ob sie vom Protoplasma erst dorthin geführt werden, konnte nicht sicher gestellt werden. Indem die Körnchen mit einander verschmelzen, bilden sie feste Zellwände, die an die Innenwand des Embryosackes ansetzen und die einzelnen Kerne von einander trennen.

Strasburger¹⁾ hat bereits gezeigt, dass im Embryosack von *Corydalis cava* die ersten Endospermzellen viele Zellkerne enthalten können, deren Anzahl gewöhnlich zwischen 1 und 7 schwankt. Alle Kerne in einer Zelle können dann zu einem Einzigen verschmelzen. Solche Kerne erlangen dadurch eine sehr bedeutende Grösse. Während die noch freien Endospermkerne gewöhnlich nur ein grosses Kernkörperchen besitzen, zeigen die Kerne, welche aus der Verschmelzung von mehreren hervorgegangen sind, deren viele, die höchst wahrscheinlich auch noch mit einander verschmelzen können.

Wie *Corydalis cava* verhält sich auch *Corydalis pallida*; doch verläuft die Endosperm bildung im Embryosack von *Corydalis lutea* in ganz normaler Weise, so dass die ersten Endospermzellen stets gleich einen Kern enthalten. Auch bei *Galanthus nivalis*, *Leucojum aestivum*, *Pulmonaria officinalis*, *Staphylea pinnata* und *Urtica pilulifera* kam es nicht selten vor, dass zwei, drei oder auch vier Zellkerne in einer Zelle eingeschlossen waren. Die Kerne in einer Zelle können entweder noch nachträglich Scheidewände zwischen sich bilden und auf diese Weise einkernige Zellen darstellen, oder aber sie verschmelzen mit einander, sei es vor der Theilung, sei es während oder gleich nach der Theilung. In Fig. 5, Taf. XVIII ist ein Stück Wandplasma aus dem Embryosack von *Leucojum aestivum* bald nach der ersten Anlage der Zellwände abgebildet.

¹⁾ Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl. p. 24.

In der grossen Zelle links befindet sich oben ein Kern, der noch deutlich erkennen lässt, dass er aus der Verschmelzung von zweien hervorgegangen ist. In derselben Zelle befindet sich unten noch ein Kern und zwischen beiden wird nachträglich eine Zellwand gebildet. In der Zelle rechts befindet sich ein grosser Kern, der jedenfalls auch durch Verschmelzung von zweien gebildet ist. Fig. 16, Taf. XVIII stellt eine nach oben hin (zum Beschauer hin) noch nicht geschlossene Zelle aus dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes von *Galanthus nivalis* dar. In der Zelle haben sich zwei einplattige Spindeln in der Weise eng aneinander gelegt, dass ihre Aequatorebenen zusammenfallen und die Kernplatten der beiden einplattigen Spindeln zu einer einzigen verschmolzen sind. Dies Bild von *Galanthus nivalis* kann uns aber Aufschluss geben über einige merkwürdige Kernfiguren, die noch frei im Wandplasma des Embryosackes von *Lilium croceum* lagen. Solche Theilungsstadien sind in den Fig. 17, 18, 19, 20 auf Taf. XVIII abgebildet. In Fig. 17 haben wir eine grosse zweiplattige Spindel, die aber aus zwei zweiplattigen Spindeln zusammengesetzt zu sein scheint. In den Figuren 18, 19, 20 liegen zwischen je zwei grossen Tochterkernen je zwei kernplattenlose Spindeln. Vergleicht man diese Bilder mit der Fig. 16, so ist es sehr wahrscheinlich, dass hier während der Theilung von zwei Kernen gleichzeitig eine Verschmelzung der beiden Kerne (resp. Tochterkernpaare) stattgefunden hat. Auf diese Weise ist es also möglich, dass aus der Theilung von zwei Kernen wieder zwei Kerne hervorgehen. Ganz einzig in seiner Art ist aber das in Fig. 21, Taf. XVIII gezeichnete Bild einer Verschmelzung. Ich weiss für dieses Bild keine andere Deutung, als dass nach vollendeter Kerntheilung auf dem Stadium, wo in der kernplattenlosen Spindel die Zellplatte gebildet wird, eine Verschmelzung von zwei Tochterkernen und einem andern Nachbarkern stattgefunden hat.

Im Wandplasma aus dem Embryosack von *Leucojum aestivum* und *Hemerocallis fulva* habe ich schliesslich noch einzelne sehr grosse Kerne (Fig. 33, 38, Taf. XVIII) und in deren Nähe langgestreckte Kerne (Fig. 31, 32, Taf. XVIII) gefunden. Aus diesen Bildern möchte ich hier ebenfalls auf die Möglichkeit einer stattgefundenen Verschmelzung von noch freien Endospermkernen schliessen.

Zusammenfassung.

Die Vorgänge bei der Entwicklung, Theilung, Verschmelzung und Rückbildung der Zellkerne wie die Vorgänge bei der Zellwandbildung lassen sich kurz etwa folgendermaassen zusammenfassen.

Die Art der Entstehung des entwickelten Kernes aus dem anfangs homogenen Klümpchen von Kernsubstanz lässt sich als eine Vacuolenbildung der Kernsubstanz auffassen. Der Inhalt der Vacuolen bildet den Kernsaft und aus der Kernsubstanz gehen die Nucleolen, das Kernnetz und die Kernrindenschicht hervor. Da an vielen entwickelten Kernen nichts von einer Kernrindenschicht zu erkennen ist und da in diesen Fällen der Kernsaft stets scharf vom umgebenden Protoplasma abgegrenzt ist, so nehme ich an, dass der Kern von einer Kernmembran umgeben ist. Die Kernmembran kann durch eine chemische Einwirkung entweder der Kernsubstanz oder des Kernsaftes auf das umgebende Protoplasma gebildet sein.

Bei der Vermehrung der Zellkerne theilt sich nur die Kernsubstanz, welche zunächst die primitive Spindel bildet. Der Kernsaft dringt auf diesem Stadium in das umgebende Protoplasma, da die Kernmembran jedenfalls aufgelöst oder gesprengt ist. Das Protoplasma, welches jetzt an die Stäbchen der primitiven Spindel hinantritt, umgiebt dieselben mit einer dichteren Hautschicht und bildet auf diese Weise die Spindelfasern. Diese werden an den Polen sichtbar, wenn die Kernsubstanz in den Aequator gedrängt wird. Nach dem Auseinandergehen der Kernplattenhälften bleiben zwischen ihnen die Spindelfasern als leere Schläuche zurück, die später wieder rückgebildet werden.

Die Verschmelzung der Kerne geschieht in der Weise, dass die Kernmembranen an den Berührungsstellen der Kerne verschwinden und die gleichwerthigen Bestandtheile sich vereinigen.

Vor dem Zerfall der Zellkerne erreichen dieselben eine sehr bedeutende Grösse, ihre Membran wird schliesslich aufgelöst, der Kernsaft mischt sich mit dem umgebenden Protoplasma und die Kernsubstanz zerfällt unter Bildung von Vacuolen im Innern in kleine Stücke, die später im Protoplasma zerfliessen.

Die Zellwände werden aus kleinen Körnchen aufgebaut, deren Substanz sich nicht erkennen liess.

Tafelerklärung.

Tafel XVI.

Fig. 1—4. *Lamium album*.

Fig. 1. Befruchteter Embryosack. Der secundäre Embryosackkern liegt auf Protoplasmafäden suspendirt in dem unteren abgebo- genen Ende des Embryosackes, der von einer einfachen Schicht von Zellen mit verdickten Wänden umgeben ist. Vergr. 220.

Fig. 2. Das untere Ende des Embryosackes nach der ersten Theilung der Endospermutterzelle. Vergr. 440.

Fig. 3. Im unteren Ende des Embryosackes ist ein vielzelliger Endospermkörper gebildet, in den der Embryo auf einem Suspensor hinein gewachsen ist. Im oberen Theile des Embryosackes liegen einige freie Zellkerne im Protoplasma. Vergr. 220.

Fig. 4. Der Embryosack hat bei seiner Weiterentwicklung in der Mitte eine Einschnürung erfahren. Vergr. 160.

Fig. 5—7. *Veronica Buxbaumii*.

Fig. 5. Embryosack gleich nach der Befruchtung. Vergr. 160.

Fig. 6. Der Embryosack ist in der Mitte stark eingeschnürt und hat nach unten hin eine Ausstülpung getrieben. Der Endospermkörper besteht aus acht Zellen. Vergr. 220.

Fig. 7. Der Embryo ist in den Endospermkörper hineingewach- sen. Vergr. 440.

Fig. 8—14. *Lousa tricolor*.

Fig. 8. Der Embryosack hat vor der Befruchtung eine Aus- stülpung in das Nucellargewebe getrieben. Vergr. 90.

Fig. 9. Mittlerer Theil des Embryosackes nach der ersten Thei- lung der Endospermutterzelle. Vergr. 220.

Fig. 10. Der Eiapparat gleich nach der Befruchtung. Vergr. 440.

Fig. 11. Die untere Anschwellung hat eine Aussackung in das Nucellargewebe getrieben. Vergr. 220.

Fig. 12. Ein Tochterkern des secundären Embryosackkernes ist in die Ausstülpung gewandert. Vergr. 220.

Fig. 13. In der Ausstülpung sind einige freie Zellkerne. Der Endospermkörper ist bereits vielzellig. Im unteren Raume sind noch die Gegenfüßlerinnen und zwei freie Endospermkerne zu sehen. Vergr. 90.

Fig. 14. Die obere Ausstülpung des Embryosackes. In derselben befinden sich acht freie Zellkerne. Vergr. 220.

Tafel XVII.

Fig. 1—10. *Iris sibirica*. Vergr. 820.

Fig. 1. Einplattige Spindel.

Fig. 2 und 3. Zweiplattige Spindeln.

Fig. 4. Zwei Tochterkerne, zwischen denen noch die kernplattenlose Spindel zu sehen ist.

Fig. 5. In der kernplattenlosen Spindel ist die Zellplatte gebildet.

Fig. 6. Zellplatte und kernplattenlose Spindel sind wieder rückgebildet.

Fig. 7. Ein Endospermkern mit vielen Kernkörperchen.

Fig. 8. Die Kernkörperchen sind theils mit einander verschmolzen, theils sind sie zu Fäden ausgezogen.

Fig. 9. Die Kernwand ist verschwunden.

Fig. 10. Primitive Spindel.

Fig. 11—20. *Lilium croceum*. Vergr. 440.

Fig. 11. Einplattige Spindel.

Fig. 12 und 13. Zweiplattige Spindeln.

Fig. 14. Zwischen den beiden Tochterkernen liegt die kernplattenlose Spindel.

Fig. 15. An den Tochterkernen sind die Kernkörperchen, der Kernsaft und die Kernwand zu erkennen. In der kernplattenlosen Spindel ist die Zellplatte gebildet.

Fig. 16. Rückbildung der Zellplatte.

Fig. 17. Aus der Kernsubstanz ist ein Fadenknäuel gebildet.

Fig. 18. Die Kernwand ist geschwunden.

Fig. 19. Primitive Spindel.

Fig. 20. Ein Stück Wandplasma. Die freien Endospermkerne sind durch einzelne dicke Protoplasmafäden verbunden. Die Kernkörperchen zeigen Vacuolen im Innern.

Fig. 21—30. *Staphylea pinnata*.

Fig. 21. Einplattige Spindel. Vergr. 820.

Fig. 22. Zweiplattige Spindel. Vergr. 820.

Fig. 23 und 24. An den Polen der kernplattenlosen Spindel sind die Tochterkerne gebildet. Vergr. 820.

Fig. 25. Die Tochterkerne bestehen aus Kernsubstanz und Kernsaft. In der kernplattenlosen Spindel ist die Zellplatte gebildet. Vergr. 820.

Fig. 26. Die kernplattenlose Spindel ist mit der Zellplatte rückgebildet. Vergr. 820.

Fig. 27. Ein Endospermkern nahe vor der Theilung. Vergr. 820.

Fig. 28. Kernwand und Kernsaft sind geschwunden. Die Kernsubstanz hat sich zu einer homogenen Masse zusammengeballt. Vergr. 820.

Fig. 29. Bildung der primitiven Spindel. Vergr. 820.

Fig. 30. Die Kernfiguren liegen im Protoplasma von Zellwänden eingeschlossen, welche stark gequollen sind. Vergr. 440.

Fig. 31—40. *Dictamnus albus*.

Fig. 31. Einplattige Spindel. Vergr. 820.

Fig. 32. Zweiplattige Spindel. Vergr. 820.

Fig. 33 und 34. An den Polen der kernplattenlosen Spindeln sind die Tochterkerne gebildet. Vergr. 820.

Fig. 35. In der kernplattenlosen Spindel ist die Zellplatte schwach angedeutet. Die Tochterkerne bestehen aus Kernsaft und Kernsubstanz. Vergr. 820.

Fig. 36 und 37. Endospermkerne nahe vor der Theilung. Vergr. 820.

Fig. 38. Die Kernwand und der Kernsaft sind geschwunden. Vergr. 820.

Fig. 39. Bildung der primitiven Spindel. Vergr. 820.

Fig. 40. Ein Stück Wandplasma aus dem Embryosack, die Kerntheilungen zeigend. Vergr. 160.

Fig. 41—44. *Lousa tricolor*. Vergr. 440.

Fig. 41—43. Secundäre Embryosackkerne.

Fig. 44. Der secundäre Embryosackkern besteht nur aus einem Kernkörperchen, welches Vacuolen im Innern zeigt.

Fig. 45. *Caltha palustris*. Vergr. 440.

Fig. 45. Zellwandbildung im Embryosack.

Fig. 46 und 47. *Agrimonia Eupatoria*. Vergr. 440.

Fig. 46. Die Endospermkerne sind durch dicke Protoplasmafäden verbunden.

Fig. 47. Beginn der Zellwandbildung um die freien Endospermkerne.

Tafel XVIII.

Fig. 1—10. *Leucojum aestivum*. Vergr. 440.

Fig. 1. Einplattige Spindel.

Fig. 2—4. Dreipolige Spindeln.

Fig. 5. Zellwandbildung. Verschmelzung von Zellkernen.

Fig. 6. Eine einplattige Spindel schräg von oben gesehen.

Fig. 7—10. Einplattige Spindeln aus verschiedenen Embryosäcken.

Fig. 11—14. *Ornithogalum nutans*. Vergr. 440.

Fig. 11. Einplattige Spindel.

Fig. 12—14. Dreipolige Spindeln.

Fig. 15—16. *Galanthus nivalis*. Vergr. 440.

Fig. 15. Einplattige Spindel.

Fig. 16. Zwei einplattige Spindeln liegen in einer jungen Endospermzelle nahe aneinander.

Fig. 17—23. *Lilium croceum*. Vergr. 440.

Fig. 17—21. Verschmelzung von Theilungsfiguren.

Fig. 22 und 23. Neben den Theilungsfiguren liegen feine Membranen.

Fig. 24 und 25. *Lilium Martagon*. Vergr. 440.

Fig. 24 und 25. Neben den Theilungsfiguren liegen feine Membranen.

Fig. 26—28. *Phaseolus vulgaris*. Vergr. 440.

Fig. 26—28. Zerfall von Endospermkernen.

Fig. 29—30. *Reseda odorata*. Vergr. 440.

Fig. 29. Zellwandauflösung.

Fig. 30. Zellwandbildung.

Fig. 31—33. *Hemerocallis fulva*. Vergr. 350.

Fig. 31—33. Grosse freie Endospermkerne.

Fig. 34—38. *Leucojum aestivum*. Vergr. 350.

Fig. 34 und 35. Zwei freie Endospermkerne nahe vor der Theilung.

Fig. 36 und 37. Zerfall von freien Endospermkernen.

Fig. 38. Ein grosser, freier, unregelmässig gestalteter Endospermkern.

Ueber sogenannte Compasspflanzen

VON

E. Stahl.

Hierzu Tafel XIX.

Die sonderbare Eigenschaft einer nordamerikanischen Pflanze, ihre Blätter in der Meridianebene auszubreiten, so dass die Ränder derselben nach Norden oder nach Süden gekehrt sind, ist in neuerer Zeit mehrfach in wissenschaftlichen und nicht wissenschaftlichen Zeitungen zur Sprache gekommen. Eine Erklärung dieser Erscheinung, d. h. eine Zurückführung dieses Ausnahmefalles auf bereits bekannte Eigenthümlichkeiten der Laubblätter, ist bisher noch nicht versucht worden.

Die genannte Eigenschaft ist keineswegs auf das nordamerikanische *Silphium laciniatum* beschränkt; sie kann in ebenso ausgeprägter Weise bei der einheimischen *Lactuca scariola* beobachtet werden. Da die letztere Pflanze, bei ihrer allgemeineren Verbreitung, einem jeden leicht zugänglich ist, so theile ich hier zunächst die an derselben ausgeführten Beobachtungen mit, um erst nachher fremde und eigene Mittheilungen über *Silphium laciniatum* beizufügen.

Lactuca scariola.

Es ist eine allgemein bekannte und in den meisten Floren angeführte Thatsache, dass die Blätter von *Lactuca scariola* vertical gestellt sind: der eine Seitenrand ist nach oben, der andere nach unten gekehrt. Die Blätter unserer Pflanze sind ungefähr nach der Divergenz $\frac{3}{8}$ am Stengel vertheilt. Betrachtet man genauer frei stehende Pflanzen, so bemerkt man jedoch, dass die verticalen Blattspreiten nicht, ihrer Insertion gemäss, in acht Längsreihen vom Stengel ausstrahlen, sondern mehr oder weniger deutlich die Neigung zeigen sich alle in parallele Verticalebenen

zu ordnen. Diese Eigenthümlichkeit tritt je nach Standorten und Individuen in verschieden hohem Maasse hervor.

Am stärksten ausgeprägt ist dieselbe bei mageren Pflanzen, welche auf dürrem Boden an sonnigen Standorten wachsen und es ist in hohem Grade auffallend zahlreiche Pflanzen, mit parallel gerichteten Blättern, neben einander stehen zu sehen, um so mehr als die Orientirung der Blätter ziemlich genau mit der Meridianebene zusammenfällt.

Ein Theil der Blätter kehrt die Spitze nach Süden, ein anderer nach Norden; nach Osten und Westen stehen keine Blätter ab.

Der Einfachheit der Darstellung halber bezeichne ich die vier nach den Cardinalpunkten schauenden Längsseiten des Stengels als Nord-, Süd-, Ost- und Westseiten.

Die auf der Südseite inserirten Blätter haben durch eine circa 90° betragende, dicht über der Basis erfolgte Torsion ihre Spreite in die Meridianebene gebracht. Der Winkel von Blattrippe und Stengelaxe beträgt 50—70 Grad.

Blätter, deren Insertion auf die Nordseite fällt, verhalten sich ganz ähnlich. Die Spreite des mit der Spitze nach Norden gekehrten Blattes ist durch Drehung ebenfalls vertical geworden.

Die Oberfläche der auf Nord- und Südseite inserirten Blätter schaut bei den einen nach Osten, bei den anderen nach Westen.

Wesentlich verschieden verhalten sich die nach Osten und Westen am Stengel sitzenden Blätter. Hier ist oft keine Spur von Torsion vorhanden: die Blätter sind einfach steil aufgerichtet, ihre Oberfläche der Stengeloberfläche angeschmiegt. Bei anderen Blättern — so auch in dem bildlich dargestellten Fall — ist mit der Torsion der Mittelrippe eine Krümmung verbunden, wodurch die Spreite wieder annähernd in die Meridianebene zu stehen kommt. Je nachdem die Krümmung nach der einen oder nach der anderen Seite stattgefunden hat, ist die Spitze des Blattes nach Norden oder nach Süden gewendet.

Die auf der Ostseite inserirten Blätter kehren ihre Oberfläche nach Westen, während die der entgegengesetzten Seite nach Osten schauen.

Die hier geschilderten Stellungsverhältnisse sind bald mehr bald weniger scharf ausgeprägt; am schärfsten treten sie gewöhnlich hervor an den unteren Blättern des eben aufschliessenden Stengels, am schwächsten an den kleineren Blättern in der Blütenstandregion. Die Neigung sich in die Meridianebene zu stellen

fand ich schon, wenn auch schwach ausgebildet, am ersten auf die Cotyledonen folgenden Blatte bei im Monat Juli gekeimten Pflänzchen. Beim dritten und vierten Blatt der allerdings bereits aufschliessenden Pflänzchen war die Meridianstellung schon sehr auffallend.

Durch welche äussere Ursachen wird nun diese eigenthümliche Orientirung der Blätter hervorgerufen. Dass dieselbe zu dem Erdmagnetismus in keinerlei Beziehung steht, war mir von vornherein klar; auch bezweifelte ich nicht, dass hier nur ein besonderer Fall von Heliotropismus vorliege.

Wiesner¹⁾, dem wir zahlreiche schöne Beobachtungen über die Senkrechtstellung der Blätter zum Lichte verdanken, spricht sich, nach Erörterung der Stellungsverhältnisse der schwertförmigen Iris- und Xyrisblätter, über unsere Pflanze folgendermaassen aus: „Weniger einfach sind die Verhältnisse bei *Lactuca scariola*, deren Blätter auf sonnigen Standorten vertical aufgerichtet sind. Die Blätter stehen in verticalen Ebenen in der Richtung eines radialen Stammlängsschnittes, ohne weitere Orientirung zum Lichte²⁾. Diese eigenthümliche Lage ist um so auffallender, als das Blatt dieser Pflanze ganz ausgesprochen dorsiventral erscheint. Ueber das Zustandekommen dieser seltsamen Lage des Blattes kann ich nichts Bestimmtes aussagen und spreche nur die Vermuthung aus, dass das Gewebe der stark entwickelten Mittelrippe in der auf die Meridiane senkrechten Richtung negativ geotropisch (und möglicher Weise auch positiv heliotropisch) ist.“

Schon die einfache Thatsache, dass die oben beschriebene Meridianstellung in ausgeprägter Weise nur an solchen Pflanzen hervortritt, welche an sonnigen Standorten gewachsen sind, spricht dafür, dass wir es hier mit einer Wirkung des Lichtes und zwar des directen Sonnenlichtes zu thun haben.

Um die Wirkungsweise des Lichtes auf die Blätter von *Lactuca scariola* festzustellen, cultivirte ich zunächst Exemplare bei diffusum Tageslichte: Pflanzen, die in einem nach Norden gelegenen Zimmer aufwuchsen und nur das vom Fenster her einfallende diffuse Licht genossen, neigten ihre Stengelspitzen dem Fenster zu, während die Blätter sich senkrecht zum Lichteinfall orientirten. In Gruben oder zwischen Gebüsch aufgewachsene Pflanzen,

¹⁾ Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche II. Theil in Denkschriften der mathematischen-naturw. Classe der K. Ac. der Wissensch. Wien 1880.

²⁾ Die Meridianstellung der Blätter war Wiesner nicht bekannt.

die während ihrer Entwicklung nur vom diffusen Lichte des Himmelsgewölbes getroffen worden waren, zeigten genau horizontal gestellte Blätter.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass die Blätter des wilden Lattichs schwachem Lichte gegenüber sich ganz genau so verhalten wie diejenigen anderer Dicotylen; sie sind, nach der von Darwin eingeführten Bezeichnungsweise, *diaheliotropisch*.

Um die Wirkungsweise des Sonnenlichtes auf die Stellung der Lattichblätter festzustellen, wurden folgende Versuche ausgeführt.

Zwei Blumentöpfe mit gleich alten Pflanzen wurden, der eine nur während der Mittagsstunden von 10 Uhr bis 3 Uhr dem directen Sonnenlichte ausgesetzt, die übrige Zeit dunkel gehalten; der andere von 10 Uhr bis 3 Uhr verdunkelt, die übrige Zeit ins Freie gestellt, so dass also die Pflanzen von 3 Uhr bis zum Sonnenuntergang und von Sonnenaufgang an bis 10 Uhr beleuchtet waren. Da die Versuche bei anhaltend schöner Witterung ausgeführt wurden, so genossen die Versuchspflanzen während der Beleuchtungszeiten fast fortwährend directes Sonnenlicht. Die Pflanzen entwickelten sich, wenn auch langsam, weiter. Die neu gebildeten Blätter der während der Mittagsstunden beleuchteten Exemplare zeigten keine Spur von Meridianstellung, während diese letztere ganz entschieden hervortrat bei den Stöcken, die während der Vor- und Nachmittagsstunden das Sonnenlicht genossen hatten.

Da diese Versuche, wie leicht einzusehen, nicht vollständig vorwurfsfrei sind, änderte ich dieselben in folgender Weise ab.

Einige im Freien stehende Exemplare bedeckte ich mit einem auf vier Pfosten ruhenden horizontalen Brete in der Weise, dass sie während der Mittagsstunden gegen das directe Sonnenlicht geschützt, demselben aber während der Morgen- und Abendstunden ausgesetzt waren. Bei diesen Pflanzen trat an den neu entfaltenen Blättern die Meridianstellung in ebenso charakteristischer Weise hervor als bei solchen, welche den ganzen Tag über der Sonne ausgesetzt stehen.

Andere Stöcke wurden zwischen Gebüsch gestellt, so dass sie nur von der hochstehenden Sonne getroffen werden konnten. Obwohl diese Pflanzen den ganzen Tag über von oben her diffuses Licht empfangen hatten, waren ihre Blätter keineswegs horizontal. Ihre Stellung war vielmehr sichtlich durch das directe Sonnenlicht beeinflusst, die Oberseite nach Süden oder Südwesten gekehrt.

Dass die Meridianstellung der Blätter vollständig frei stehen-

der Pflanzen durch das Licht der am Horizont stehenden Sonne bedingt wird, geht besonders deutlich aus folgendem Versuche hervor.

Ein Topf mit einigen jungen Pflanzen wurde vor ein nach Norden gelegenes Fenster gebracht, in welcher Lage die Pflanzen wenige Stunden vor Sonnenuntergang und nach Sonnenaufgang das directe Sonnenlicht empfangen. Alle unter den genannten Bedingungen entfalteten Blätter neigten mit ihrer Spitze nach Norden, die Oberseite war nach Osten oder nach Westen gekehrt. Wurden die Versuchsexemplare etwas weiter nach dem Zimmer zu gerückt, so dass sie nicht mehr von der Sonne beschienen werden konnten, so trat die oben beschriebene senkrechte Lage zum diffusen Lichte ein.

Die Meridianstellung der Blätter von *Lactuca scariola* ist also auf den gewöhnlichen *Diaheliotropismus*, wie derselbe bei der grossen Mehrzahl der Laubblätter beobachtet wird, zurückzuführen; die Blätter des wilden Lattichs unterscheiden sich von denen anderer Pflanzen nur durch ihre grössere Empfindlichkeit gegenüber intensivem Lichte.

Wiener (l. c. p. 43) hat gezeigt, dass die fixe Lichtlage der Blätter im Allgemeinen nicht durch das directe Sonnenlicht, sondern durch das zerstreute Licht bestimmt wird. Wenn man nämlich Blattrosetten von *Capsella bursa pastoris*, *Bellis perennis* und ähnlicher auf sonnigen Standorten vorkommender Pflanzen nur durch die Morgensonne beleuchtet, im Uebrigen aber im zerstreuten Lichte hält, so richten sich die Blätter nicht senkrecht auf die Strahlen der Morgensonne, sondern nach dem herrschenden stärksten zerstreuten Lichte.

Gerade in diesem Punkte macht also der wilde Lattich eine Ausnahme. Pflanzen, die nur in den Morgenstunden von der Sonne beschienen werden, stellen ihre Blätter senkrecht auf die Strahlen der Morgensonne; das gleiche gilt *mutatis mutandis* für Stöcke, die nur in den Nachmittagsstunden das Sonnenlicht geniessen. Bei vollständig frei stehenden und den ganzen Tag über besonnten Pflanzen ist die Oberseite der einen Blätter nach Osten, die der andern nach Westen gekehrt.

Diese Erscheinung ist an der Hand der bekannten Wachstumsgesetze leicht zu erklären.

Das Licht der aufgehenden Sonne fällt bei einem Theil der in Entstehung begriffenen Blätter auf die Rückseite, bei einem an-

deren unter mehr oder weniger spitzem Winkel auf die Vorderseite. Diese letzteren Blätter werden die nothwendigen Krümmungen resp. Torsionen ausführen, bis sie mit ihrer Oberseite senkrecht zum Sonnenlichte stehen. Bald nimmt aber in Folge der starken Beleuchtung und der gesteigerten Transpiration die Wachsthumintensität und mit ihr die Fähigkeit heliotropische Bewegungen auszuführen ab: die Blätter verharren in der eingenommenen Stellung. Gegen Abend, wo die Wachstumsbedingungen wieder günstiger werden, nehmen dann die schon in der Knospenlage nach Westen schauenden Blätter die Senkrechtstellung zum Licht der untergehenden Sonne ein.

Die Ausbildung der *Lactuca*blätter geht, selbst unter günstigen Vegetationsbedingungen, ziemlich langsam von Statten; auch verstreicht einige Zeit, bis die freie Lichtlage erreicht ist.

Junge, aber bereits orientirte Blätter können, aus ihrer Lage gebracht, die Meridianstellung wieder erreichen; bei älteren Blättern hört diese Fähigkeit auf.

Die Meridianstellung ist, wie schon hervorgehoben, nicht immer so scharf ausgeprägt, so namentlich bei sehr üppigen Exemplaren; hier ist es oft nur der obere Theil der Blattspreite, welcher durch Torsion oder Krümmung, oder durch beide Processe zugleich in die Meridianebene gebracht wird.

Es ist leicht einzusehen, dass die während der Ausbildung der Blätter herrschenden Witterungsverhältnisse von grossem Einfluss auf das Zustandekommen der Meridianstellung sein müssen ¹⁾).

Fragen wir uns nun, welche Bedeutung die Meridianstellung der Blätter für den Haushalt des wilden Lattichs wohl haben möge, so giebt uns die Betrachtung der Pflanze an ihrem ursprünglichen Standorte die Antwort.

Der aufgehenden Sonne kehren die verticalen Blätter ihre grösste Fläche zu. In dem Maasse als die Sonne höher steigt, wird auch der Winkel, unter welchem ihre Strahlen die Blattfläche treffen, geringer, bis schliesslich zur Mittagszeit alle Blätter, in der Richtung der Sonnenstrahlen betrachtet, im Profil gesehen werden. In den Nachmittagsstunden nimmt dann der Einfallswinkel der Sonnenstrahlen auf die Blätter wieder allmähig zu, so dass

¹⁾ Wegen Mangel geeigneter Rotationsapparate konnte ich nicht feststellen, ob bei der Verticalstellung der Blattspreiten nicht etwa auch die Schwerkraft mit in Betracht komme. Aus den im Vorhergehenden mitgetheilten Versuchen geht jedoch zweifellos hervor, dass hier das Licht den Ausschlag giebt.

diese letzteren gegen Abend wieder senkrecht von dem Sonnenlichte getroffen werden.

Die Blätter vieler Papilionaceen, z. B. der Bohnen, nehmen bekanntlich bei intensiver Insolation Profilstellung ein: durch Krümmung der Gelenkpolster werden die Blättchen in eine Lage gebracht, in welcher sie der Sonne die geringste Fläche darbieten. Hierdurch werden übermässige Erwärmung und Beleuchtung vermieden.

Auf ganz anderem Wege wird ein ähnliches Resultat durch die bleibende Meridianstellung der Lattichblätter erreicht. Geringerer Wasserverlust durch Transpiration, Milderung des zu intensiven Sonnenlichtes, dies sind die Vortheile, welche der Pflanze aus ihrer eigenthümlichen Blattorientirung erwachsen. Bekräftigt wird diese Annahme durch den Umstand, dass die Meridianstellung am schärfsten hervortritt bei Exemplaren, die an trockenen Standorten vegetiren. Bei diesen letzteren sind auch die Borsten, welche die Mittelrippe auf der Blattunterseite bedecken, am stärksten entwickelt und bilden nebst den etwas schwächeren Randborsten der Blätter ein allseitig abstehendes Borstensystem, durch welches die zarteren Blattspreiten gegen Berührung geschützt sind.

Silphium laciniatum.

Silphium laciniatum ist eine ebenfalls zur Familie der Compositen gehörige, in Nordamerika — von Michigan und Wisconsin, westlich bis zum Felsengebirge, südlich bis Texas und Alabama — sehr verbreitete Prairienpflanze. Eingehendere Angaben über das Verhalten derselben finden wir zusammengestellt in „Curtis' Botanical Magazine Januar 1881“¹⁾. Die Pflanze ist schon 1781 in Europa eingeführt worden und wird jetzt in vielen botanischen Gärten cultivirt.

Die Eigenthümlichkeit der Blätter von *Silphium laciniatum* ihre Ränder nach Norden und Süden zu kehren wurde zuerst vom General Alvord im Jahre 1842 in seinen Mittheilungen an die „American association for the Advancement of Science“ geschildert. Die Thatsache scheint jedoch schon lange den Jägern, welche die Prairien durchstreifen, in welchen diese Pflanze häufig ist, bekannt gewesen zu sein. Diese Angaben wurden später bezweifelt,

¹⁾ Dasselbst eine Abbildung der blühenden Pflanze.

da es nicht gelang dieselben an den im Botanischen Garten zu Cambridge (U. S. A.) cultivirten Exemplaren zu verificiren.

Wiederholte Beobachtungen in den Prairien, Messungen vermittelst des Compasses an hunderten von Blättern, insbesondere der Wurzelblätter, haben gezeigt, dass, in Bezug auf die dominirende Orientirung, der populäre Glaube begründet ist.

Zu diesen von Asa Gray herrührenden Angaben fügt Hooker die Bemerkung hinzu, dass er an den in Kew cultivirten Exemplaren keine Spur von Orientirung habe bemerken können; dieselben seien jedoch nicht gut exponirt gewesen, so dass ihr Verhalten nicht als maassgebend betrachtet werden könne.

In der That müssen die Silphien an freiem, sonnigem Standorte cultivirt werden, wenn die Meridianstellung der Blätter deutlich hervortreten soll.

An zwei in Töpfen cultivirten Exemplaren, die sowohl von der Morgen- als von der Abendsonne beschienen worden waren, standen die Wurzelblätter vertical und ziemlich genau in der Meridianebene. Je nach ihrer Stellung am Stengel war die Meridianstellung entweder einfach durch Aufrichtung oder durch Torsion im oberen Theil des Blattstiels zu Stande gekommen. Wurde ein Blatt künstlich aus seiner Meridianstellung gebracht und in der veränderten Stellung befestigt, so erreichte die Lamina ihre vorherige Lage durch Krümmung oder Torsion des Blattstiels. Waren die Bewegungen des Blattstiels durch die Befestigungsweise verhindert worden, so traten Torsionen bezw. Krümmungen im oberen Theil der Spreite oder in den Fiedern selbst ein, wodurch die oberen freien Theile wieder in die Meridianebene gebracht wurden. Die Blätter von *Silphium* kehren, wie die von *Lactuca scariola*, ihre Oberseite entweder nach Osten oder nach Westen. Ich sah immer mehrere Tage verstreichen, ehe die definitive Stellung erreicht wurde; ein Blatt, dessen Oberfläche Anfangs nach Osten gekehrt war, fand ich nach einigen Tagen nach Westen schauend.

Bei diffuser einseitiger Beleuchtung stellen die *Silphium*-blätter ihre Spreite senkrecht zum einfallenden Lichte.

Weitere Versuche habe ich mit *Silphium* nicht angestellt; ich bezweifle jedoch nicht, dass bei dieser Pflanze, wie bei *Lactuca scariola*, die Meridianstellung durch dieselbe Eigenschaft der Blätter auf das directe Sonnenlicht zu reagiren hervorgerufen werde.

Ausser den beiden besprochenen Pflanzen kann ich nur noch eine nennen — *Aplopappus rubiginosus*, ebenfalls eine Composite —, bei welcher die Meridianstellung deutlich hervortritt;

eine geringe Neigung ihre Blätter in die Meridianebene zu stellen fand ich ausserdem bei *Lactuca saligna* und *Chondrilla juncea*. Es ist aber kaum zu bezweifeln, dass die Zahl der sogenannten Compasspflanzen sich noch beträchtlich vermehren wird, sobald man, namentlich in trockenen Vegetationsgebieten, diesen Verhältnissen mehr Aufmerksamkeit schenken wird.

Erklärung der Tafel XIX.

Eine Lattichpflanze mit besonders stark ausgeprägter Meridianstellung der Blätter, von Osten betrachtet. Die Blattoberseiten sind dunkel gehalten; die Unterseiten sind an den Borsten, welche die Mittelrippe bedecken, kenntlich.

Muskel und Fascie.

Von

Karl Bardeleben.

Im Jahre 1878 habe ich in den Jenaischen Sitzungsberichten eine kurz zusammengefasste Mitteilung über Fascien und Fascien spannende Muskeln gemacht. Da dieselbe, trotz oder wegen ihrer Kürze, so gut wie ganz unbeachtet geblieben zu sein scheint, möchte ich durch speciellere Angaben die Aufmerksamkeit der Fachgenossen auf den Gegenstand zu lenken nochmals versuchen. Vielleicht ist es diesem Bestreben dienlich, gleich von vorn herein hervorzuheben, dass der damals stark betonten mechanisch-physiologischen Auffassung gegenüber jetzt die rein morphologische mehr Berücksichtigung finden soll. Leider ist allerdings das bisher vorhandene vergleichend-anatomische Material noch bei Weitem nicht ausreichend, um eine fortlaufende Entwicklungsreihe der in Rede stehenden Gebilde zu erkennen, so dass ich auch diesmal, auf die Gefahr hin, hier und da anzustossen, mich vorzugsweise dem Menschen, dem sicher am besten, aber noch immer lange nicht genügend untersuchten und bekannten Wirbelthiere, zuwenden muss.

I.

Eine Reihe von Muskeln besitzen beim Menschen normal Ursprung oder Endigung (Ansatz, Insertion) in Fascien, von denen dies bisher nicht bekannt war oder nicht beachtet wurde oder aber als Ausnahme (Varietät) hingestellt wurde. Ich stelle diese Muskeln hier zusammen.

A. Stamm.

1. Cucullaris (Trapezius) inserirt a) in der oberflächlichen Halsfascie, vorn; b) in der Nackenfascie; c) in der Fascia infra-spinata. Am Halse und Nacken stellt der Muskel überhaupt eine

„musculöse Fascie“ dar, die sich individuell verschieden weit nach vorn erstreckt. Bekanntlich kann ja der Muskel, wie bei Thieren, auch beim Menschen bis an den Sternocleidomastoideus reichen (vgl. diesen), wodurch dann die ganze oberflächliche Fascie der Regio colli lateralis musculös wird.

2. Splenius capitis inserirt in seinen oberen Partien in die Nackenfascie resp. liegt ihr sehr innig auf; bildet eine „musculöse Fascie“ in dem von Cucullaris und Sternocleidomastoideus freigelassenen Raume.

3. Biventer cervicis (medialer Kopf des Semispinalis capitis) inserirt in die Fascia nuchae.

4. Levator scapulae ist nur künstlich von der unter ihm gelegenen Fascie zu trennen. Oft sieht man besondere Bündel in die Fascie gehen.

5. Rectus abdominis inserirt a) an die Inscriptiones; b) an die Linea alba und die Rectusscheide (Fascia recta, Krause) überhaupt; c) in die Fascia transversa hinein; d) lateralwärts in die Bauchaponeurose¹⁾.

6. Orbicularis oculi (s. palpebrarum) hat regelmässige seinen Ursprung (oder „Ansatz“, wie man will) in der Fascia temporalis superficialis, welche bekanntlich nach oben in die Galca, nach unten in die Fascia parotideo-masseterica übergeht. Dies bezieht sich auf den eigentlichen Orbicularis, nicht auf die malare Zacke, welche in den Zygomaticus minor übergeht und ihn mehr oder weniger ersetzen kann. Von diesem malaren Bündel gibt auch Henle (l. c. S. 148, 151) an resp. bildet ab, dass es aus der Fascie der Schläfengegend entspringe²⁾. Von eigentlichen orbicularen Fasern bleibt allerdings so nicht viel mehr übrig (s. u.).

7. Sternocleidomastoideus sendet Fasern in die ihn umhüllende Scheide, also in die oberflächliche und in die zwischen seinen Portionen frei gelegene Partie der Halsfascie. Teilweise, so besonders am unteren und oberen Drittel, wo der Muskel sich platt ausbreitet — oben wie unten am hinteren Rande — kann

¹⁾ Henle (Muskellehre S. 56) lässt nur einige der lateralen Bündel der lateralen Sehne schon oberhalb des Beckens in der Scheide des Rectus endigen.

²⁾ Von der Richtigkeit meiner Angabe kann man sich leicht an sich selbst überzeugen. Wenn man die Augenlider recht fest schliesst, so wird nicht nur der ganze oben genannte Fasciencomplex gespannt, sondern sogar u. a. der Tragus auriculae bewegt. Ich höre sogar ein Geräusch im äusseren Gehörgang dabei.

man den Muskel direct als Vertreter der Fascie auffassen. Nicht immer ist dies deutlich am unteren Ende des clavicularen Kopfes, dagegen durchgehends hinten-oben, an der Fascia nuchae.

8. *Pectoralis major*¹⁾ entspringt bekanntlich mit seiner abdominalen Portion von der Rectusscheide oder der Sehne des *Obliquus abdominis externus*²⁾. Ein Teil des *Pectoralis* endet in der Fascia axillaris, partiell mit der Sehne des *Latissimus dorsi* sehnig (Langer'scher Axelbogen), manchmal musculös (wie bei Affen) verbunden — sowie ferner in der Fascie des Oberarmes.

9. Die Sehne des *Pectoralis minor* breitet sich vor der Endigung, nach den Rändern dünner werdend, meist recht erheblich aus und geht so allmählich in die tiefe Brustfascie, Fascia coraco-pectoralis, sowie in die F. axillaris über. Die Ursprungs-„Zacken“ des *Pectoralis minor*, welche gewöhnlich nur künstlich von einander zu trennen sind, gehen in die Ligamenta coruscantia (intercostalia) über. Da ich letztere als rudimentär (sehnig) gewordene Fortsetzung des *Rectus abdominis* auffassen muss (sie verlaufen senkrecht, nicht schräg), wäre somit der *Pectoralis minor*, wenigstens zum Teil, als Fortsetzung des geraden Bauchmuskels anzusprechen.

B. Extremitäten.

10. Der lange Kopf des *Triceps brachii* entspringt (nicht immer) von der Fascie des *Teres minor*, einer Fortsetzung der Fascia infraspinata, ferner von der Fascia subscapularis.

11. Der *Pronator teres* nimmt seinen Ursprung nicht nur vom Lig. intermusculare mediale und dem „gemeinsamen Sehnenblatte“ (Henle), sondern auch direct von der Fascie des Ober- und des Unterarms.

12. Ausser der bekannten Sehneninsertion besitzt der *Brachialis internus* auch noch eine Endigung in die Fascie des Unterarms hinein, und zwar an der radialen Seite. Gegenüber

¹⁾ Die beiden *Pectorales* werden hier wegen ihrer Ursprünge dem Stamme zugerechnet.

²⁾ Henle (l. c. S. 87) rechnet die abdominale Zacke dem *Obliquus abdominis externus* zu. Die vergleichend-anatomischen Tatsachen sprechen aber entschieden zu Gunsten der obigen Darstellung. Auch beim Menschen kann man sich so den *Pectoralis*, wie bei vielen Thieren, durch Vermittelung der Rectusscheide bis zum Beckenrande hinab reichend vorstellen.

dem starken sog. *Lacertus fibrosus* der *Biceps* (nebenbei ein Artefact, da die Fascieninsertion desselben weit ausgedehnter ist) erscheint die Endigung des *Brachialis internus* allerdings unerheblich.

13. Der *Brachioradialis* (*Supinator longus*) endet nicht nur in der Fascie der Streckseite (Henle), sondern auch in derjenigen der Beugeseite. Auch die von Henle erwähnte Fascieninsertion scheint noch nicht allgemein anerkannt zu sein¹⁾.

14. Der Fascienursprung des *Flexor carpi ulnaris* (*Ulnaris internus*) ist wol meist noch ausgedehnter als Henle (l. c. S. 206) angibt. Die Insertion des Muskels an das *Lig. carpi volare* und den Zusammenhang mit der *Fascia palmaris* muss ich als Regel hinstellen (Henle l. c. sagt: „Die Insertionssehne gibt mitunter Fasern in das *Lig. carpi volare*“). Die vergleichend-anatomisch nachweisbare Abspaltung des *Palmaris longus* aus dem *Ulnaris*²⁾ macht dies Verhalten, sowie die Varietät, in der der *Ulnaris* den *Palmaris* vertritt, verständlich.

15. Vom *Sartorius* lösen sich während seines Verlaufs am Oberschenkel Muskelfasern ab, welche in die von der Oberschenkel-fascie gebildete Scheide des Muskels gehen. Manchmal geht ein förmlicher Kopf oder Bauch des Muskels zur *Fascia lata*.

16. Der Ursprung des einen Sehnenzipfels des *Rectus femoris* hängt mit der *Fascia iliaca* zusammen. Vielleicht liegt hier das Gegenstück zu dem oben erwähnten Verhalten des *Caput longum tricipitis* (*Fascia subscapularis*) vor?

17. Der *Semimembranosus* soll sich nach Henle in 3, nach W. Krause in 4 Zipfel spalten. Mir kommt das etwas künstlich vor. Einfacher und natürlicher scheint folgende Darstellung: der *Semimembranosus* setzt sich a) an die *Tibia* an, b) in die Fascie des Unterschenkels fort und zwar radiär nach vorn, unten, hinten ausstrahlend, in die oberflächliche und tiefe Fascie (*F. poplitea*).

Wenn wir nun diese neuen Ursprünge und Endigungen von Muskeln und Fascien mit den bereits anderweitig beschriebenen zusammenstellen, so ergibt sich nach Körperregionen geordnet folgende

¹⁾ Wenigstens hebt von Bischoff (Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abh. d. k. bair. Akad. Bd. XIII. 3. Abth. 1879) den „Uebergang eines Bündels des *Supinator longus* in die *Fascia antibrachii*“ beim Gorilla besonders hervor.

²⁾ Vgl. Aeby, Die Muskeln des Vorderarms und der Hand bei Säugethieren und beim Menschen. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. X. S. 34 ff. 1 Taf. 1859.

II.

Uebersicht der Fascien

mit den normal von ihnen entspringenden oder in denselben
endigenden Muskeln.

A. Stamm.**1. Rumpf.**

a) Rücken und Nacken.

Fascia lumbodorsalis.

U. ¹⁾ Latissimus dorsi.	U. Obliquus abdom. int.
U. Sacrospinalis.	U. Gluteus maximus.
U. Serratus post. inf.	

Fascia nuchae (superficialis).

U. (E.?) Transversus nuchae.	E. Splenius capitis.
E. Cucullaris.	E. Sternocleidomastoideus.
E. Biventer.	E. Levator scapulae.

Tiefe Nackenfascie.

E. Recti und Obliqui cap. post.

b) Bauch.

Rectusscheide und Linea alba.

E. Rectus.	E. Transversus.
E. Obliquus externus.	E. Pyramidalis.
E. Obliquus internus.	U. Pectoralis major.

Fascie des Quadratus lumborum.

E. Quadratus lumb. (Norm?) U. Zwerchfell.

c) Becken.

Fascia pelvis.

U. Psoas major (nicht constant).

Fascia iliaca.

E. Psoas minor.	U. Pectineus.
E. Obliquus abdom. externus	
(Lig. inguinale ext.).	

¹⁾ U. = Ursprung; E. = Endigung (Ansatz, Insertion).

„Ligamentum“ sacrotuberosum.

U. Gluteus maximus. U. Obturator internus.

Membrana obturatoria.

U. Obturator externus. U. Obturator internus.

Fascie des Obturator internus.

U. Obturator internus (vgl. Langer).

Fascia glutea.

U. Gluteus maximus. U. Tensor fasciae latae.
 U. Gluteus medius. E. Obliquus abdom. externus.

Dammfascien.

Verlauf: Transversus perinei su- Verlauf: Transversus perinei pro-
 pericialis. fundus.

d) Brust.

Fascia pectoralis superficialis.

E. Platysma.

Fascia pectoralis profunda.

E. Rectus abdominis (Fort- U. und E. Pectoralis minor.
 setzung des Muskels, s. o.).

2. Kopf.

Galea aponeurotica.

E. Epicranius (frontalis, temporalis, auricularis superior, occipitalis).

Fascia temporalis superficialis.

U. Epicranius temporalis. U. Orbicularis oculi.

Fascia temporalis profunda.

U. Temporalis.

Fascia parotideo-masseterica.

Platysma. Malaris.
 Risorius.

3. Hals.

Fascia colli superficialis.

Platysma (Verlauf). E. Cucullaris.
 E. Sternocleidomastoideus.

Fascia colli profunda (media).

E. Biventer mandibulae. E. Omohyoideus.

E. Stylohyoideus.

(Fascia nuchae s. o.)

B. Extremitäten.**1. Obere Extremität.**

a) Schulter und Achsel.

Fascia supraspinata.

U. Supraspinatus.

Fascia infraspinata.

U. Infraspinatus.

U. Deltoides.

U. Teres minor.

U. Cucullaris.

U. Teres major.

Fascie des Teres minor.

U. Teres minor.

U. Tricipitis caput longum.

Fascia subscapularis.

E. Serratus anticus major.

U. Tricipitis caput longum.

Fascia axillaris.

E. Latissimus dorsi.

(U. Triceps von Latissimus-
Sehne, wie bei Thieren.)

E. Pectoralis major.

E. Pectoralis minor.

b) Oberarm.**Streckseite, Fascia deltoidea etc.**

E. Platysma.

E. Triceps.

E. Deltoides.

U. Brachioradialis.

Beugeseite.

E. Pectoralis major.

E. Teres major (?normal).

E. Latissimus dorsi.

U. Pronator teres.

Ligam. intermusculare laterale.

E. Deltoides.

U. Brachioradialis.

U. Brachialis internus.

(U. Extensor carpi radialis lon-

U. Tricipitis caput breve.

gus, nicht immer.)

Ligam. intermusculare mediale.

E. Coracobrachialis.

U. Pronator teres.

c) Unterarm.

Streckseite.

E. Triceps.	U. Abductor pollicis longus.
E. Brachioradialis.	U. Extensor pollicis longus.
U. Extensor carpi ulnaris.	U. Extensor indicis proprius.

Beugeseite.

E. Biceps, Ulnarseite.	U. Flexor carpi radialis.
E. Brachialis internus, Radial- seite.	U. Palmaris longus.
	U. Flexor carpi ulnaris.
E. Brachioradialis.	U. Pronator teres.

Ligam. interosseum.

E. Brachialis internus vermit- telst der Chorda obliqua.	U. Extensor indicis proprius u. a. (Pronator quadratus: Ver- lauf).
U. Extensores pollicis longus und brevis.	

Ligam. carpi volare proprium.

E. Palmaris longus.	U. Flexor pollicis brevis.
E. Flexor carpi ulnaris.	U. Opponens pollicis.
U. Palmaris brevis.	U. Opponens digiti minimi.
U. Abductor pollicis brevis.	

Ligam. carpi volare profundum.

U. Flexor pollicis brevis.	U. Opponens digiti minimi.
U. Abductor pollicis.	

d) Hand.

Fascia palmaris.

E. Palmaris longus.	U. Lépine's Muskel (Palmaris brevis radialis).
E. Flexor carpi ulnaris	
U. Palmaris brevis (ulnaris).	

Oberflächliche Handrückenfascie.

E. Extensoren-Sehnen.

Tiefe Handrückenfascie.

U. Interossei.

Die Fingerfascien sind identisch mit den Sehnenausbreitungen.

2. Untere Extremität.

a) Oberschenkel.

Vorderseite, Fascia lata.

- | | |
|--|---|
| E. Rectus abdominis, Adductor-
renfascie. | E. Sartorius.
E. Tensor fasciae latae. |
| E. Obliquus abdominis externus,
Lig. inguin. ext. | U. Pectineus (Fascia pectinea). |

Tiefe Fascie, Fortsetzung der Fascia iliaca.

- U. Rectus femoris.

Fascie der Rückseite.

- E. Gluteus maximus.

Ligam. intermusculare mediale.

- | | |
|-----------------------------|---------------------|
| E. Adductor femoris longus. | U. Vastus medialis. |
| E. Adductor femoris magnus. | |

Ligam. intermusculare laterale.

- U. Vastus lateralis.

b) Unterschenkel.

Innenseite.

- | | |
|---------------|---------------------|
| E. Sartorius. | E. Semitendinosus. |
| E. Gracilis. | E. Semimembranosus. |

(Alle vier Muskeln auch vorn.)

Vorderseite.

Ausser den eben genannten vier Muskeln:

- | | |
|--|---|
| E. Quadriceps durch Ligam. pa-
tell. lat. u. med. | U. Tibialis anticus.
U. Extensor digitorum longus. |
|--|---|

Aussenseite.

- | | |
|--|--------------------|
| E. Gluteus maximus. | E. Biceps femoris. |
| E. Tensor fasciae latae (Ligam.
iliotibiale, H. von Meyer). | |

Rückseite.

- | | |
|---------------------|----------------------------|
| E. Semimembranosus. | E. Plantaris (ganz unten). |
|---------------------|----------------------------|
- (Ferner: Ausstrahlungen von den Seiten.)

Tiefe Fascie der Rückseite.

- | | |
|---------------------|---------------|
| E. Semimembranosus. | U. Popliteus. |
|---------------------|---------------|

Ligam. intermusculare fibulare.

- | | |
|-------------------------------|---------------------|
| U. Extensor digitorum longus. | U. Peroneus longus. |
| U. Peroneus tertius. | U. Peroneus brevis. |

Ligam. interosseum.

- | | |
|-------------------------------|----------------------------|
| U. Tibialis anticus. | U. Peroneus tertius. |
| U. Extensor digitorum longus. | U. Tibialis posticus. |
| U. Extensor hallucis longus. | U. Flexor hallucis longus. |

c) Fuss.**Fussrücken.****Ligam. cruciatum.**

- U. Extensor hallucis brevis (med. Kopf).

Fusssohle.**Fascia plantaris (superficialis).**

- | | |
|----------------------------------|-----------------------------|
| E. Gastrocnemius und Soleus ver- | E. Tibialis posticus. |
| mittelst der Tuberositas cal- | E. Flexor hallucis longus. |
| canei. | U. Flexor digitorum brevis. |

Fascia plantaris profunda s. Ligam. calcaneo-cuboideum plantare.

- | | |
|----------------------------|---------------------------------|
| U. Caro quadrata. | U. Adductor hallucis. |
| U. Flexor hallucis brevis. | U. Flexor brevis digiti minimi. |

Aus dieser Zusammenstellung geht auf das klarste hervor, dass alle Fascien des menschlichen Körpers mit Muskeln in Verbindung stehen. Alle diese Fascien sind somit als Fortsetzungen von Muskeln anzusehen, sie sind mehr oder weniger Producte der Muskeln, nicht nur Umhüllungen derselben, sondern Aponeurosen oder Sehnen.

Einige bisher als Fascien bezeichnete Bindegewebslamellen fehlen in der Uebersicht. Dies sind eben keine wirklichen Fascien. Als solche sind nach meinen Untersuchungen nur Gebilde zu bezeichnen, in welche Muskeln inseriren. Andererseits wird der Begriff Fascie insofern erweitert, als man die mit Muskeln in Verbindung stehenden Membranen, Bänder u. dgl. auch hierher zu rechnen hat. Wo will man sonst die Grenze zwischen den Extremitätenfascien und den Ligamenta intermuscularia ziehen? Man kann sie ebensowenig trennen, wie Compacta und Spongiosa des Knochens.

Sehen wir uns zweitens die Reihe der oben aufgeführten Muskeln an, so erscheint ihre Anzahl entschieden enorm gross. Ich muss gestehen, dass mich bei einer ersten vorläufigen Zusammenstellung bereits die Zahl frappirt hat. Diese wuchs aber noch durch Uebertragung von bisher als Varietät beschriebenen Fascienursprüngen und -endigungen in die Norm; sowie durch eigene Forschungen an weit über 100 Cadavern. Die Zahl der von Henle namentlich aufgeführten Muskeln beträgt (abgesehen von den Varietäten, wie Sternalis u. a.) 155; die Zahl der oben zusammengestellten Muskeln (jeder natürlich nur einmal gezählt) 105! Sieht man nun von den tiefen Rückenmuskeln ab, auf die hier aus verschiedenen Gründen nicht eingegangen werden soll, so ergibt sich, dass weit über zwei Drittel aller Skeletmuskeln von Fascien entspringen oder in Fascien endigen oder aber beides thun, dass sonach nach der physiologischen Auffassung und Bezeichnung über zwei Drittel aller Muskeln „Fascien-spanner“ sind.

Die Fascien dienen so zu einer Vermittelung zwischen Muskulatur und Skelet, sowie zwischen Muskel und Muskel, indem ein Muskel von der Fascie oder Sehne des andern entspringt. Die Fascien werden somit theils zu Muskelbestandteilen oder -fortsetzungen, theils zu Skeletbestandteilen oder -fortsetzungen. Sie vertreten ferner Muskeln und sie vertreten Knochen. Sie können aus Muskeln durch Reduction entstehen, und sie können wiederum ihrerseits zu Knochen werden. Man kann die Fascien nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich (phylogenetisch) und histologisch als Binde- oder Zwischenglieder zwischen Muskeln und Knochen hinstellen.

Vollständige Klarheit kann in diese Verhältnisse erst die vergleichende Anatomie bringen. In Ermangelung ausgedehnteren Materials werden aber auch die beim Menschen beobachteten Varietäten, welche meist, wenn nicht immer, normale Vorkommnisse bei Thieren widerspiegeln, Auskunft geben können. Ich habe die seit ca. 25 Jahren publicirten, auf Fascien bezüglichen, meist direct als „Fascienspanner“ bezeichneten, sowie eine grosse Reihe selbst beobachteter Varietäten mit kurzer Angabe des Autors und des Jahres zusammengestellt. Die Reihenfolge ist dieselbe, wie oben unter II.

III.

Übersicht der Fascien

mit den variabel von ihnen entspringenden oder in denselben
endigenden Muskeln.

Rückenfascien.

- E. Subcutaneus nuchae. C. Krause.
- E. Aponeurose von der Cucullaris-Insertion (an Spina scapulae) zur Fascia lumbodorsalis.
- E. „Hautmuskel“ von Scapula auf Fascia infraspinata zum unteren Rande des Cucullaris. (Normal gewöhnlich ein starker Sehnenstreif. Verf.)
- E. Dorsofascialis. Turner. 1871.
- E. „Sterno-omoideus Bucknill's“, Pittard 1859, in Fascie des Cucullaris.
- E. Ein Muskel von (?) der Fascie des Serratus posticus superior zur 3. Ursprungssehne des Levator scapulae. Perrin. 1870.
- U. Cucullaris. Flesch. 1879.

Rectusscheide und Fascia transversalis.

- E. „Sternalis“ der Autoren. Viele fremde und eigene Beobachtungen des Verf.
- E. Ein Muskel von der Aussenfläche der 8. Rippe zur Sehne des Obliquus internus. Eig. Beob.
- E. „Tensor lam. post. vag. musc. recti abdom.“ Gruber. 7 Fälle. 1874. 1877. 1880. Verf. (Fast immer Frauen).
- E. M. pubio-peritonealis. Macalister. 1867.
- E. Pubo-transversalis. Luschka 1870.
- E. Protractor arcus cruralis. Gruber. 1874.
- E. Obliquus abdom. ext. secundus. Gruber. 1874. Von der 11. Rippe (2mal); von der 10. Rippe zur Rectusscheide. Gruber. Vom Arcus cruralis. Kelch.
- Glatte Muskeln in der hinteren Wand der Rectusscheide, unterhalb des Nabels. Curnow. 1874.
- U. Cremaster von Fasc. transversalis. Henle. Ein mit seiner Inguinalportion durch die ganze Regio inguinalis sich herab erstreckender Transversus abdom. Gruber. 1880.

Beckenfascien, Glutealfascien.

- U. Psoas minor sendet Sehne zum Vastus medius. Eig. Beob.
- E. Psoas minor geht zur Fasc. pelvis. Perrin. 1872.
- U. Ein Muskel geht von der Gluteal- und Oberschenkelfascie, über Crista ilei, zum Obliquus ext. Turner. 1867.
- E. Transversus perinei superfic. erstreckt sich bis in die Fascia glutea. Gruber. 3 Mal. 1876.

Brustfascien.

- U. Bündel von der F. pectoralis zum Latissimus dorsi und Axelbogen. Turner.
- E. Varietäten des Platysma. Verf.
- E. Sternalis mehrere Fälle. Verf.
- E. Infraclavicularis. Verf.
- E. Sternocoracoides, Schwegel 1859, in Fascia coracopectoralis.
- E. Ein Muskel von der Clavicula in die „Fascie der Fossa infraclavicularis.“ Zuckerkanal 1880.

Fascia temporalis superficialis.

- Vielfache Varietäten des Epicranii temporalis eigener Beob.
Selbständiger, 1 cm breiter Muskel von F. temp. zum Ohr. (Ausser dem Epicran.) Verf.

Fascia parotideo-masseterica.

- Varietäten des Platysma und des Risorius eig. Beob.

Halsfascien.

(Sämtlich: Endigungen in der Fascie.)

- Cleidofascialis. Rambaud und Carcassonne 1864. Macalister.
- Supraclavicularis proprius. Gruber. (?)
- Transversus colli. Luschka 1858.
- Biventer mandibulae, überzähliger Bauch, s. Henle S. 118.
- Mento-hyoideus. Macalister.
- (Nach meinen Erfahrungen ist die Verdoppelung des mit der Fascie innig verbundenen vorderen Bauches des Biventer fast so häufig, wie die Norm.)
- Omohyoideus, erhält Fasern aus der Fascie; oder sein unterer Bauch geht in letztere auf.
- Vorderer Bauch des Omohyoideus doppelt, dreifach; überzählige in die Fascie. Wood 1867.

Hyofascialis. Gruber. 4 Fälle. 1878.

Ein Stück der Halsfascie, besonders Gefässscheide, ist musculös.
Eig. Beob. 1878/79.

Coracocervicalis Krause, s. Henle S. 121.

Supracostalis in Fascie. Macalister 1866.

Sternocleidomastoideus gibt Bündel zur Fascie. Bankart etc. 1869.
(Eigentlich Norm! Verf.)

Sternothyreoides geht in tiefe Submaxillar-Fascie. Dieselben.

Sternofascialis. Gruber 1874.

Costofascialis. Wood 1864. (Variet. des Sternothyreoides.)

Ein Bündel des Sternothyreoides aus der Scheide der Halsgefässe. Henle (S. 124).

Levator scapulae gibt eine Sehne zur 1. Rippe, die mit der Fascie zusammenhängt. Verf. mehrere Male.

Cleidohyoideus neben Omohyoideus, liegt der Fascie innig auf.
Verf. mehrere Male.

Cucullaris reicht weiter nach vorn, als gewöhnlich. Verf.

Cucullaris hat besondere vordere Bündel zur Mitte der Clavicula.
Flesch 1879.

Vom Cucullaris gehen Bündel zum Platysma. Verf. mehrere Male.
Flesch. 1879.

Ein sehr breiter Sternocleidomastoideus bedeckt (und vertritt) fast die ganze Fascie. Verf. wiederholt.

Schulterblattfascien.

E. Ein Muskel geht vom Cucullaris zu Fascia infraspinata und zur Fascie über dem Acromion. Turner 1867. (Teilweise Norm! Verf.)

E. Tensor fasciae deltoideae, von dieser zur F. infraspinata. Popoff. 1873.

Aehnlich wol: Zincone's Muskel von der F. infraspinata zur Regio deltoidea. 1877. „Erinnert an den Hautmuskel des Pferdes.“

Deltoides erhält Ursprungsbündel aus F. infraspinata. Flesch 1879.
(Bis zu gewissem Grade Norm: Henle, Verf.)

Fascia axillaris.

Axelbogen (Langer) ist musculös. Merkel. H. Virchow und Th. Kölliker 1879. Verf. mehrere Male; der Nerv kommt vom Thoracic. ant., Verf.

E. Abirrende Bündel des Latissimus. Wood, 1867. Calori. Fritsch 1869.

- E. Verstärkung der in der Fascie endigenden Bündel des Latissimus durch den Pectoralis major; zu diesem treten oberflächliche Bündel von der F. pectoralis oder von der Fascie des Serrat. ant. maj., Verf.
- E. Pectoralis major sendet links, Pectoralis minor rechts besondere Bündel zur Fascie. Verf.
- E. Starke accessorische Bündel vom Pectoralis major zur Fascia axillaris und Armfascie. Verf. 1879.

Fascia deltoidea.

- E. Infraclavicularis K. Bardeleben.
- Tensor f. deltoideae und Zincone's Muskel s. o.
- E. Vom Pectoralis major gehen Bündel in die Fascie, die dadurch teilweise musculös wird. Verf. 1880.

Oberarmfascie mit Lig. intermuscularia.

- E. Vom Latissimus dorsi eine Verstärkung der Fascie durch einen musculös-sehnigen Streifen, der bis zum Oberarm reicht. Macalister. 1866. (Normal bei Affen, ähnlich beim Pferd.)
- E. Besondere Bündel, welche vom Pectoralis major in Sehne und Fascie des Coracobrachialis übergehen (Wood, 1867), sowie Sehnenbogen über Coracobrachialis und Biceps herüber (Verf.), an die der Pectoralis inserirt, sind wol nur weitere Ausbildungen der Norm.
- E. Vom Pectoralis major entsteht ein 2,5 cm breiter Sehnenstreif, der mit dem Lig. intermuscul. med. zusammen bis zum Epicondylus verläuft. Verf. 1879.
- E. Vom Pectoralis major kommen 2 accessorische Muskelbündel (beiderseits), welche zur Fascia axillaris und besonders zur Oberarmfascie verlaufen. Verf. 1879.
- E. Vom Deltoides (Spina-Portion) spaltet sich ein fingerbreites Muskelbündel ab, das in eine fächerförmige, aussen in die Oberarmfascie endigende Sehne übergeht. Zuckerkandl. 1880.
- E. Von der Sehne des Pectoralis major geht ein Sehnenstrang aus, kreuzt den Sulcus bicipitis int. und endigt im Lig. intermusculare med. Derselbe.
- E. Die Sehne des Pectoralis major geht in die des Coracobrachialis über. Derselbe.
- E. Ein von der Clavicula entspringender, unter dem Pectoralis minor gelegener Muskel läuft vor den Gefäßen und Nerven

bis zur Mitte des Oberarms, wird hier sehnig und endet im Lig. intermuscul. med. Derselbe.

E. Spanner des Sehnenbogens des Coracobrachialis vom Tuberculum minus. Calori 1867.

Der die Sehne des Latissimus überbrückende Sehnenstreif (Bogen) des Coracobrachialis ist in einen Muskel umgewandelt. Clason 1868.

E. Coracobrachialis besitzt eine 2 cm breite Fortsetzung, die in das Lig. intermuscul. med. übergeht. Zuckerkan dl. 1880. (Vgl. Norm.)

E. Coracobrachialis ist doppelt, der überzählige geht in das Lig. intermuscul. med. und strahlt weit nach hinten in die Fascie aus. Verf. 1878/79.

E. Bündel des Pectoralis minor in Fascia humeri. Bankart etc. 1869.

E. Vom medialen Rande des kurzen Bicepskopfes gehen Bündel in die Fascie und das Lig. intermusculare med. Quain. Gruber.

E. Vom Caput breve bicipitis Insertion in die Fascie des Ober- und Unterarms. Flesch. 1879.

E. Vom Biceps kommt ein kleiner Muskel, der den Brachialis int. kreuzt und in das Ligam. intermuscul. med. geht. Zuckerkan dl. 1880.

E. Ein 4. Kopf des Triceps geht teilweise in das Lig. intermusculare med. Flesch 1879.

U. Biceps entspringt auch vom Lig. intermusculare mediale. Gruber.

U. Pronator teres von der tiefen Fascie. Bankart etc. 1869.

U. Ueberzähliger Palmaris longus aus der Fascie am Epicondylus. Verf.

U. Ähnlich entspringt ein Sehnenstreif statt eines fehlenden Palmaris longus. Verf. (Dursy, Henle, Hallett haben dasselbe beobachtet.)

Unterarmfascie.

E. Dritter Kopf des Biceps inserirt in die oberflächliche Sehne (Fascie). Häufig. Henle. Verf.

E. Verdoppelung des oberflächlichen Theiles des Biceps und des Lacertus. Henle u. a.

E. Ein vom Caput longum bicipitis abgehender „Tensor der Dorsalfascie des Unterarms“. Gruber 1879.

E. Ueberzähliger Kopf des Biceps zur Fascie des Supinator longus. Wood 1867.

- E. „Nicht selten“ geht nach Henle (S. 194) ein Bündel von der lateralen, selten von der medialen Seite des Brachialis internus ab, um sich in der Ellenbeuge gleich dem Biceps theils am Radius, theils in der Fascie zu inseriren. (Vgl. oben u. Norm.) S. a. Oberarmfascie, Var. v. Flesch. Wol identisch mit: Supinator brevis accessorius Halberstma und Brachiofascialis Wood.
- E. Vom Brachialis int. geht ein Lacertus fibrosus in die Fascie, dicht hinter und über dem Lacertus des Biceps. Verf. Ebenso: Flesch 1879, Virchow und Kölliker.
- E. Vom Brachialis int. sich ablösende Bündel gehen auf der radialen und ulnaren Seite in die Fascie. Gruber 1867.
- E. Vom Brach. int. Sehnenstreifen zur Scheide des Art. radialis. Clason 1868.
- E. Supinator longus geht mit einem Teil seiner Sehne in die Fascie der Streckseite. Embleton 1872. Verf. 1876.
- E. Starkes breites Muskelbündel des Brachioradialis geht zur Fascie der Beugeseite, die mit der Sehne des Muskels innig verwachsen ist. (Auf der anderen Körperseite wurde der Brachioradialis vom Brachialis int. verstärkt.) Verf. 1877.
- E. Vom Rande der Sehne des Brachioradialis entsteht ein Muskel, der in das „Bindegewebe“ zwischen ihm und dem Radialis ext. long. übergeht. (Von hier aus geht ein anderer Muskel zur Fascie des Daumenballens, s. u.). Zuckerkandl 1880.
- E. Ein überzähliger Palmaris longus endet in der Fascie des Vorderarms 4 cm über dem Handgelenk. Flesch 1879.
- E. u. U. Palmaris longus entspringt vom Lacertus bicipitis, inserirt in Unterarmfascie. Gruber 1868. Flesch 1875. Verf.
- U. Abductor digiti V aus der Fascie. Oefter beobachtet. Günther. Macalister. Wood.
- U. Ein überzähliger Palmaris longus entspringt aus der Fascie nahe dem Handgelenk. Flesch 1879.
- U. Ein zweiter Kopf des Opponens dig. V aus der Fascie. Henle S. 204.

Lig. interosseum und Chorda obliqua.

- U. Flexor pollicis longus. Henle. Verf.

Lig. carpi volare.

- E. Flexor carpi ulnaris inserirt sich hier bei Fehlen und Vorhandensein des Palmaris longus, s. Norm. -

- E. Ein besonderer zweiter Kopf des Flexor c. uln. geht zum Bande. Verf. 1879.
- E. Ein vom Flexor digiti sublimis kommender kräftiger Muskelbauch inserirt sehnig am Bande. Von hier erhält der Abd. poll. brevis accessorische Fasern. Verf. 1878.
- E. Ein halbgefiederter Muskel beginnt neben dem Flexor pollicis longus und geht in das Band. Zuckerkandl. 1880.
- U. Ein dreiköpfiger Abduct. dig. V entspringt vom Bande etc. Macalister 1868. Henle S. 243.
- U. Accessorischer Kopf zur Zeigefingersehne des Flexor digiti sublimis vom Bande. Bankart etc. 1869.
- U. Der oberflächliche Beuger des fünften Fingers entspringt von der Innenfläche des Bandes. Moser. (Henle S. 208.)

Fascia palmaris.

- E. Radialis internus, vertritt den Palmaris longus. Gruber 1872 u. a. Verf.
- E. Ulnaris internus, vertritt den Palmaris longus. Verf. u. a.
- E. Radialis und Ulnaris int. in Fascie, bei Fehlen des Palmaris longus. Embleton 1872.
- E. Verdoppelung des Palmaris longus. Gruber. (s. Monographie.) Macalister. Flesch. Verf. u. a. Eigene Beobachtungen:
 - a) Der überzählige Palmaris longus entspringt von Fascia humeri —
 - b) inserirt am ulnaren Rande der Fascia palmaris —
 - c) entspringt neben Flexor carpi ulnaris, endet in der tiefen Schicht der F. palmaris. (Palmaris brevis sehr stark),
 - d) die Sehne des überzähligen P. l. geht in Abd. dig. V über,
 - e) der überzählige liegt dem Ulnaris int. dicht an, inserirt an Os pisiforme und Fascie,
 - f) einer der beiden Palmares ist durch einen Sehnenstreif dargestellt. (Dies kann auch den einzig vorhandenen betreffen.)
- E. Dreifacher Palmaris longus. Hallett. Gruber.
- U. Oberflächlicher Beuger des fünften Fingers von der Innenfläche der Fascie (und des Lig. carpi vol.) s. o.

Fascie des Daumenballens.

- E. Ein Muskel vom Radius in die Fascie. Zuckerkandl. 1880.
- E. Ein Muskel von der F. antibrachii hierher. Derselbe (s. o.).
- E. Lépine's Muskel. 1864, Norm?

Anhang:

M. pisi-uncinatus, vom Os pisiforme zum Haken des Uncinatum, also ein (vollständiger?) Ersatz des Bandes durch Muskel. Calori 1867 ¹⁾).

Oberschenkel Fascie.

- E. Sehne des Psoas minor zum Vastus medialis und Lig. intermuscul. medial. Verf.
- E. Quadratus femoris geht mit einem starken Teil seiner Fasern in die Fascie. Verf.
- E. Vom langen Kopf des Biceps geht ein Muskel ab, der sich in der Gegend des Ursprungs des kurzen Kopfes in die Fascie verliert. Henle.
- E. Der Sartorius kann mit einem Teil seiner Fasern in die Fascie (Norm! Verf.) oder in das Lig. patellare inf. übergehen. Hallett.
- E. Zuckerkandl (1880) beschreibt besondere Bündel des Sartorius zur Fascie. S. o. Norm.
- E. Der Sartorius ist durch eine 1 1/2 Zoll lange Zwischensehne fest mit der Fascie verwachsen. Kelch.
- U. Von der inneren Fläche der Fascieninsertion des Gluteus maximus entspringt ein Muskel, der zum langen Kopf des Biceps geht. Verf.
- U. Ein überzähliger langer Bicepskopf von der Fascie. Henle.
- U. Sartorius entspringt vom Schenkelbogen. Macalister 1868.

Unterschenkel Fascie.

- E. Von der medialen Ursprungssehne des Soleus geht ein Muskel zum tiefen Blatt der Fascie. Clason. Verf.
- E. Popliteus minor. Calori. Wood. Gruber. Verf.
- E. Vom langen Kopf des Biceps femoris geht ein Muskel in die Fascie. Clason.
- E. „Tensor fasciae suralis“ vom Biceps. Gruber 1871.
- E. „Tensor fasciae cruralis“ vom Semitendinosus. Gruber 1874. Turner 1872. Gruber 1878, 2 Fälle.

¹⁾ Diese Varietät scheint weniger selten zu sein, als man gemeinhin annimmt. Interessant ist jedenfalls (vielleicht bisher übersehen), dass der Muskel in Henle's Figur 114 (S. 233) — die doch die Norm zeigen soll — dargestellt ist.

- E. Plantarissehne geht oberhalb des Fersenbeines in die Fascie. Wood 1864.
- E. Plantaris endet am mittleren Drittel des Unterschenkels aponeurotisch. Macalister 1868.
- E. „Tibiofascialis“ Macalister = Tibialis anticus accessorius s. profundus Bahnsen, zum Lig. cruciatum. 1868.
- U. Dritter Kopf des Gastrocnemius aus der Fascie. Meckel. Quain. Verf.
- U. Ein auf der Fascie der tiefen Beugemuskel herabgehender Muskel zum Fusssohlenkopf des Flexor digitorum longus.
- U. Von der äusseren Fläche der tiefen Fascie (unteres Drittel) entspringt ein zweiköpfiger Muskel, dessen Sehne zum Fusssohlenkopf des Flexor digitorum longus geht. Henle.
- U. Von der inneren Fläche der oberflächlichen Fascie entsteht ein zweiköpfiger Muskel zum Flexor digit. long. und Flexor hallucis longus. Turner.
- U. Von der Fascie des Tibialis posticus entspringt ein Muskel, der sich in zwei Bäuche teilt, deren einer in die Fascie geht. Ehlers.
- U. Flexor digit. long. erhält einen zweiten Kopf aus der F. surae. Zuckerkandl 1880.
- U. Ein zweiter Kopf der Caro quadrata aus der Fascia surae. Derselbe.
- U. Ueberzähliger Kopf des Plantaris vom Lig. popliteum. Gruber 1874 (6 Fälle).
- U. Muskelbündel zum Soleus aus der tiefen Fascie. Bankart etc.
- U. Muskel von der tiefen Fascie zum Calcaneus. Dieselben. Zuckerkandl.

Fascie des Fussrückens.

- E. „Tensor fasciae dorsalis pedis“, Wood, Sehnenbündel vom Tib. anticus. 1867.
- E. Mit Extensor hallucis brevis entspringendes Muskelbündel zur Fascie des inneren Fussrandes. Meckel.

Fascie der Fusssohle.

- E. Lépine's Muskel.

IV.

Vergleichend-Anatomisches.

Eine grosse Reihe vergleichend-anatomischer Thatsachen kann zum Verständniss oder, wenn man so will, zur Erklärung der oben dargestellten Verhältnisse, sowie als Stütze der 1878 bereits vorgetragenen neuen Auffassung der Fascien als Fortsetzungen der Muskeln herangezogen werden.

Bei den Fischen kann man nur insofern von Fascien reden, als man die Ligamenta intermuscularia für solche auffassen darf.

Bei Amphibien sehen wir zunächst an der dorsalen Seite des Rumpfes die Fascia dorsalis, welche dem Depressor maxillae inferioris (Cervico-maxillaris), dem Latissimus dorsi und dem Obliquus abdominis externus zum Ursprung dient oder als Teil der genannten Muskeln angesehen werden kann. Die Fascia oder Aponeurosis palmaris erscheint schon auf den ersten Blick als Fortsetzung des Flexor digitorum communis, während sie andererseits wieder den einzelnen Fingerbeugern als Ursprung dient. Die Fascia cruris wird wesentlich vom Extensor cruris (triceps) gebildet, während die Fascia (Aponeurosis) plantaris, wie die F. palmaris, Muskeln zur Endigung und zum Ursprung dient. Es endigen in dieselbe: Gastrocnemius, Plantaris, Transversi plantae — es entspringen von ihr: Flexoren der Zehen, Lumbricales etc.

Die Sauropsida bieten wenig hierher Gehöriges dar. Auch von dem Standpunkte unseres Thema's aus lassen sich die Verhältnisse bei den Säugethieren besser an diejenigen bei Amphibien, als bei Reptilien und Vögeln anknüpfen.

Säugethiere.**Latissimus dorsi.**

Geht bei Ornithorhynchus an die untere Hälfte des Oberarms, bei Myrmecophaga und Didelphys (besonderer Bauch) zum Olecranon, zur Ulna und Unterarmfascie bei Dasybus, zum Condylus medialis humeri (teilweise) bei Bradypus, indirect (durch Anconaeus longus) zur Vorderarmfascie bei einigen Carnivoren (vgl. Mensch), bei anderen direct an diese Fascie (Procyon), ja bis zur Hand (Phoca). Noch bei Halbaffen geht der Muskel bis zur Vorderarmfascie, bei Affen wenigstens bis zum Olecranon. Vielfach ist

der Latissimus musculös, bei höheren Säugern in der Regel nur durch Fascien- oder Sehnenstreifen mit dem Pectoralis major verbunden. (Ersteres beim Menschen als Varietät.)

Die Serrati postici

werden beim Menschen als zwei getrennte Muskeln beschrieben. Das Verhalten bei Thieren zeigt, dass sie eigentlich nur einen Muskel bilden. Die beim Menschen zwischen ihnen gelegene „Fascie“ ist, wie das unschwer sich nachweisen lässt, eine Fortsetzung besonders des Serratus post. inferior, sie ist als rückgebildeter Muskel zu betrachten. Uebrigens reicht auch beim Menschen das Muskelfleisch oft höher hinauf, als man gewöhnlich angibt.

Cucullaris.

Die vordere Portion desselben geht bei Nagern, Ungulaten Carnivoren u. a. zur Hals- und Schulterfascie. Bei Amphibien und Reptilien ist diese Fascie noch nicht vorhanden, sondern durch Muskeln vertreten. Auch bei vielen Säugethieren hängt der Cucullaris mit dem Cleidomastoideus (eventuell noch dem Deltoides) zusammen. Dann ist also die Halsfascie musculös, ein — wie bekannt — beim Menschen, allerdings selten, vorkommender Zustand.

Sternocleidomastoideus.

Die Ausbildung desselben resp. des Cleidomastoideus ist von derjenigen der Clavicula abhängig. Der dem Schlüsselbeinkopf des Menschen entsprechende Muskel des Pferdes u. a. geht in Nacken- und Halsfascie über, während sich der „Sternomaxillaris“ der Ein- und Zweihufer zur Fascia parotidea (resp. der der Backenmuskeln) begibt.

Rectus abdominis

reicht bekanntlich bei den meisten Thieren sehr viel weiter nach vorn, als beim Menschen. Er erstreckt sich bis zur ersten Rippe bei Monotremen, Edentaten, Marsupialia, Ungulaten, Carnivoren, Insectivoren, Prosimii, Affen. Das vordere Ende kann ganz oder teilweise sehnig sein, so bei Carnivoren, beim Pferde, wo man den vordersten Teil des Rectus als Transversus costarum zu bezeichnen sich veranlasst gesehen hat, weil die Unterbrechung des Rectus durch sehnige Partien etwas grösser ist, als weiter caudwärts. Bei Monotremen setzen sich die lateralen Fasern des Muskels an das Coracoid. Welche Thiere Meckel (S. 452, vgl.

auch Owen, S. 6) im Auge hatte, bei denen der Rectus an's Schulterblatt gehen sollte, habe ich nicht eruiren können. Auch beim Menschen kann man den Rectus sehr häufig weiter nach oben, ja bis zur ersten Rippe hin verfolgen. Er wird hier durch die parallel der Körperaxe verlaufenden Sehnenteile (*Ligg. coruscantia*) dargestellt, welche die Intercostalmuskeln bedecken. Bei stärkerer Entwicklung kommt es dann dazu, dass der Muskel fleischig über die fünfte Rippe nach oben geht (*Rectus thoracis* Turner, *Accessorius ad rectum* Halbertsma)¹⁾.

Pectoralis major.

Erstreckt sich bei niederen Säugern bis zum Vorderarme, bei anderen wenigstens bis zum distalen Humerus-Ende, sei es fleischig, sei es partiell sehnig, aponeurotisch. Bei den höheren Säugethieren geht der Knochenansatz nicht über die Mitte des Humerus hinaus, erreicht dieselbe oft gar nicht. Die Endigung eines Teiles der Fasern in die Fascie des Oberarms scheint überall Norm zu sein. Vielfach geht ein besonderes Bündel, ein Bauch oder Kopf zur Fascie (*Sterno-aponeuroticus* des Pferdes etc.). Die Beziehungen des *Pectoralis* zum *Rectus* und *Obliquus abdominis externus*, zum Längs- resp. zum Intercostalmuskel-System, welche sich von den Amphibien bis zu den höchsten Säugethieren nachweisen lassen, sollen an anderer Stelle besprochen werden. Hier sei nur der Verbindungen mit dem *Latissimus dorsi* (s. o.) und mit dem *Deltoides* gedacht, welche sich bis zum Menschen hin finden.

Digastricus max. inf.

Vielfach bestehen Beziehungen zur Halsfascie (z. B. Ungulaten). Die bei diesen vom hinteren Bauche direct zum Unterkiefer gehenden Muskelbündel finden wir beim Menschen als Fascienstreifen („Ligament“) wieder. Die bei Wiederkäuern zwischen den Muskeln beider Körperseiten quer verlaufenden Muskelfasern sind beim Menschen, wol in der Mehrzahl der Fälle, zur Fascie degenerirt, sehr oft aber auch hier noch als Muskel erhalten.

Orbicularis palpebrarum.

Geht bei Ungulaten in die Muskulatur des äusseren Ohres über, sodass hier die *Fascia temporalis superficialis* grossenteils

¹⁾ Vergl. hierzu: K. Bardeleben, *Der Musculus „sternalis“*, Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgesch. I. 1876, S. 424—458; bes. S. 443—447.

musculös ist, ebenso wie die beim Menschen meist nur noch bindegewebige *Fascia parotidea* (*Musc. parotideo-auricularis*). Eine genauere Untersuchung des *Orbicularis* beim Menschen und die Vergleichung mit Thieren versetzt übrigens der heute geltenden Lehre von dem ringförmig in sich geschlossenen Verlaufe des Muskels einen argen Stoss. Ich kann den „*Orbicularis oculi*“ ebensowenig wie den „*Orbicularis oris*“ als selbständigen Ringmuskel¹⁾ anerkennen. Auch hier wie an der Mundspalte beginnen und enden die Muskelfasern an festen Punkten (Haut, Fascie, Bänder, — indirect also Knochen), auch hier besteht der sog. Ringmuskel wesentlich aus erborgten Elementen, die oben vom *Epicranius* (bes. *frontalis*) kommen, die unten zur Wange und Oberlippe gehen.

Coracobrachialis.

Reicht bei Wiederkäuern, bei *Hystrix*, *Sciurus*, bei einem Theil der Carnivoren, auch bei Halbaffen bis zum *Condylus medialis humeri*. Häufig erstreckt sich wenigstens der oberflächlichere Kopf, wenn deren zwei vorhanden sind, bis an das distale Ende des Humerus.

Biceps brachii.

Bei vielen Säugethieren geht der *Biceps* an beide Vorderarmknochen, so bei Beuteltieren, Edentaten, beim Schweine; bei anderen setzt er sich weiter distalwärts am Radius an, als beim Menschen, bei anderen dagegen nur an der Ulna (*Nager*, *Insectivoren*, *Hyrax*). Jedenfalls aber sendet der Muskel, auch wenn er nur an einen der beiden Knochen sich inserirt, eine der anderen Knocheninsertion entsprechende Aponeurose, auch wol einen besonderen Kopf (*Kameel*) zur Fascie des Unterarms. Beim Menschen kommt letzteres bekanntlich als Varietät vor.

Brachialis internus.

Während der *Biceps* vielfach an die Ulna inserirt, heftet sich der *Brachialis internus* bei einigen Thieren an den Radius, so bei *Ornithorhynchus*, *Bradypus*, Ungulaten. Beim Pferd wird ein Sehnenzug beschrieben, der zur Ulna geht.

Psoas minor.

Dieser Muskel ist bei *Ornithorhynchus* und *Halmaturus* ausser-

¹⁾ Vgl. Aëby, Die Muskulatur der menschlichen Mundspalte. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XVI. S. 651 — 664.

ordentlich stark entwickelt und übertrifft hier den anderen Psoas („major“) um ein vielfaches an Volumen. Bei Phoca, wo die Insertion des Iliopsoas bis zum Condylus medialis femoris hinabreicht, ist gleichfalls der hier nur cum grano salis so zu nennende Psoas minor dem Iliopsoas weit überlegen. Er teilt sich in zwei Köpfe, von denen einer die von den höheren Säugethieren beibehaltene Insertion an der Eminentia ilio-pectinea wählt, während der andere zum Femur geht. Auch bei Fledermäusen und Halbaffen, sowie bei einem Teile der Affen ist der Psoas minor noch relativ kräftig. In eine sehr starke Fascie läuft der Muskel bei Ungulaten, besonders denen mit grossem Körper (Kameel, Pferd u. a.) aus.

Gluteus maximus.

Bei Ornithorhynchus geht der Gluteus bis zur Fusssohle, bei Myrmecophaga und Halmaturus bis zum distalen Femurende. Bei Hyrax bedeckt er den ganzen Oberschenkel und endet an dessen lateralem Condylus, sowie der Tibia und Patella, ähnlich bei Hystrix und Halbaffen. Die Differenzirung von eigentlichen Glutealmuskeln und dem „Tensor fasciae latae“ hat sich bei den niederen Säugethieren noch nicht vollzogen. Auch beim Pferde sind die Muskeln noch (oder wieder?) verbunden, ja sogar bei Affen. Ueberall kann die Fascie des Oberschenkels als directe Fortsetzung des Gluteus betrachtet werden.

Tensor fasciae latae.

Dieser *κατ' ἐξοχήν* sogenannte Fascienspanner zweigt sich vom Gluteus ab, mit dem er bis zum Menschen hin innige Beziehungen beibehält. Beim Känguruh findet Meckel (S. 621) einen kleinen Tensor f. l., der sich an die distale Sehne des Extensor cruris ansetzt. Bei Hyrax geht er an den Condylus lateralis femoris, Patella und oberes Ende der Tibia, ähnlich bei Sus; bei Phoca an die Patella. Beim Pferd inserirt er an die Patella und in die Fascie, welche eine Vereinigung mit der Endaponeurose des Biceps vermittelt. Sehr stark ist der Muskel beim Dromedar; dagegen fehlt er z. B. bei Lemur mongoz, welcher statt dessen einen vom Hautmuskel in die Fascia lata verlaufenden Streif besitzt. Am weitesten proximalwärts gerückt ist der Muskel bei Affen und Menschen, wo er auch nur in die Fascie geht. Trotz der vollständigen Trennung von den Gluteen verräth auch beim Menschen noch die Innervation seine Abstammung.

Sartorius.

Endet bereits beim Frosch vermittelt eines „*Pes anserinus*“ (Ecker) in die *Fascia cruris*, mit dem *Semitendinosus* zusammen. Diese Endigung bleibt durch die ganze Wirbelthierreihe (soweit mir bekannt) im Wesentlichen erhalten, auch neben derjenigen an der *Tibia*. Bei *Bradypus* endet ein besonderer Bauch am Oberschenkel, ein Verhalten, das beim Menschen von mir als Varietät beobachtet wurde, wol auch bei anderen Säugern sich noch finden dürfte.

Biceps femoris.

Reicht bei niederen und einem Teil der höheren Säugethiere bis zum *Calcaneus* oder doch bis zu den *Malleolen* hinab. Hierher gehören *Bradypus*, *Myrmecophaga*, *Ungulaten*, viele *Nager* und *Carnivoren*. Vielfach endet der Muskel in der *Fascia cruris* und geht in die *Achillessehne* über, mit der er dann bis zur Ferse gelangt. In Folge der ausgedehnten Insertion wird dann einmal mehr die *Tibia*, einmal mehr die *Fibula* beansprucht. Wir haben uns den *Biceps* demnach als einen ursprünglich vom Becken und der *Wirbelsäule* bis zum Ende der Extremität verlaufenden Muskel vorzustellen, der, wie ich vermuthe, innige genetische Beziehungen zum *Gluteus* einer-, zum *Semitendinosus* und *Semimembranosus* andererseits besitzt.

Semitendinosus.

Erstreckt sich bei niederen Säugern bis zum Fersenbein. Auch bei *Ungulaten* und *Nagern* findet sich ein ähnliches Verhalten. So läuft beim Pferd ein Sehnenzug mit der *Achillessehne* herab bis zum Fersenhöcker (mit *Biceps*-Endigung); bei *Wiederkäuern* ist es ähnlich, auch bei *Kaninchen* und *Meerschweinchen*. Unter den *Carnivoren* zeichnet sich der Bär durch eine sehr tief hinabreichende Insertion aus (untere Hälfte der *Tibia*). Bei anderen *Carnivoren* und *Phoca* endet der Muskel ungefähr in der Mitte der *Tibia*. Bei den oberen Abteilungen der Säuger, *Halbaffen*, *Fledermäusen*, *Primaten* ist die Knocheninsertion weit hinauf gerückt. Vielfach enden *Semitendinosus* und *Gracilis* gemeinsam (s. u.) — Der *Semimembranosus* heftet sich bereits bei niederen Säugethieren hoch oben an. Ob das Verhalten bei *Phoca* (Insertion am distalen Ende der *Tibia* und *Calcaneus*) als ein ursprüngliches oder neu aufgetretenes zu erachten sei, wage ich nicht zu entscheiden.

Gracilis.

Nimmt bei *Bradypus* fast die ganze Länge der Tibia ein und schickt Fasern an die Wadenmuskulatur. Bei *Ornithorhynchus* und *Myrmecophaga* inserirt er bereits etwas über der Mitte der Tibia, ähnlich bei *Hyrax*. Auffallend ist auch für diesen Muskel das Verhalten bei *Phoca*, wo er über die Mitte der Tibia hinausreicht und eine starke Sehne zur Sohle entsendet. Beim Pferd setzt sich der Gracilis, mit der Adductoren-Sehne verbunden, an Patella und Tibia, seine Sehne verschmilzt sodann mit der des Semitendinosus und stellt so im wesentlichen die Fascia cruris dar. Bei höheren Säugern endet der Gracilis, wie seine Nachbarn, hoch oben am Unterschenkel, ohne indess die Beziehungen zur Fascie aufzugeben.

Fassen wir die Tatsachen zusammen, welche beim Menschen (als Norm und als Varietät) und bei den Wirbel-, besonders den Säugethieren beobachtet werden, so erscheint es zunächst wenig gerechtfertigt, beim Menschen bestimmte wenige Muskeln als „Fasciensepanner“ zu bezeichnen, insofern als die meisten Muskeln, die der Extremitäten fast alle, in diese Kategorie gebracht werden können, wenn wir eben das ganze Verhältniss vom mechanisch-physiologischem Standpunkte auffassen. Morphologisch betrachtet sind die Fascien im Wesentlichen Fortsetzungen der Muskeln, also mit den Sehnen oder „Aponeurosen“ in eine Linie zu stellen.

Durch Sehnen oder Fascien können ferner Muskeln in mehrere geteilt, andererseits aber auch physiologisch und morphologisch mehrere Muskeln zu einem vereinigt werden.

Eine allgemeine Erscheinung ist es, dass die Muskelendigung von den niederen bis zu den höheren Thieren hin an den Extremitäten proximalwärts rückt. Die ganzen Muskeln oder doch das eigentliche Muskelfleisch zieht sich höher hinauf, der distale Teil wird zur Fascie, die an immer mehr proximal gelegenen Knochenpunkten ihre Hauptbefestigung findet. Die Sehnen und Aponeurosen der Muskeln werden so phylogenetisch allmählich länger und länger, ein Vorgang, der wol mit der ontogenetischen ja vielleicht mit der mechanischen Verlängerung (Dehnung) in Parallele gesetzt, wenn nicht durch letztere erklärt werden kann. Auf solche Vorgänge weist das verschiedene Längenverhältniss von Muskelfleisch und Sehne bei verschiedenen Thieren und Menschen, bei letzterem (wol auch jenen) je nach Alter und Individuum hin. Die Muskeln

verkürzen sich somit nicht nur physiologisch, sondern auch anatomisch und zwar onto- wie phylogenetisch.

Es scheint, als ob die absolute Körpergrösse von Bedeutung in diesem Vorgange sei. Im Allgemeinen kann man nemlich constatiren, dass grössere Thiere relativ kürzere (bes. Extremitäten-) Muskeln, dafür längere Aponeurosen, Fascien, besitzen, als kleinere. Hält man hiermit zusammen, dass die einzelne Species im Laufe der phylogenetischen Entwicklung regelmässig an Körpergrösse zuzunehmen scheint (vom Pferde hat Marsh dies ja unwiderleglich nachgewiesen; auch für den Menschen ist es wol mit Sicherheit anzunehmen), so erhalten wir eine interessante Parallele. Für die Extremitätenmuskeln kommt natürlich vor allem die Länge der Gliedmassen und ihrer einzelnen Abschnitte in Betracht. — Das eben Angedeutete im Einzelnen zu verfolgen und mit Tatsachen zu begründen, würde hier zu weit führen. Nur soll zum Schluss noch auf die Verhältnisse bei *Phoca* hingewiesen werden, wo kurze, richtiger verkürzte Extremitäten und lange Muskeln sich finden. Vielleicht eröffnet sich hier ein Verständniss für die Beziehungen zwischen Muskelfleisch und Sehne oder Fascie, sowie zwischen diesen Gebilden und der Grösse des Körpers, der Länge der Extremitäten, also der Knochen.

Entwurf eines
Radiolarien-Systems
auf Grund von Studien der
Challenger-Radiolarien.

Von
Ernst Haeckel.

Als ich vor fünf Jahren (im Herbst 1876), einer ehrenvollen Aufforderung von SIR WYVILLE THOMSON folgend, in Edinburgh die Bearbeitung der „Challenger-Radiolarien“ übernahm, erschien mir bei der ersten Durchmusterung der von dieser denkwürdigen Reise mitgebrachten Schätze der Reichthum an Radiolarien erstaunlich gross. Ich schätzte nach oberflächlicher Uebersicht die Zahl der neuen, als „Species“ unterscheidbaren Formen auf mehr als tausend, und erklärte, dass, wenn alle diese Arten vollständig abgebildet werden sollten, dazu gegen hundert Tafeln erforderlich sein würden. Die genauere Untersuchung jener wunderbaren Protisten-Welt — hauptsächlich aus den Tiefen des pacifischen Oceans — hat mich jedoch belehrt, dass jene anscheinend hohe Schätzung in der That viel zu tief gegriffen war. Schon jetzt, nach fünfjährigem Studium, bin ich im Stande gewesen, mehr als zweitausend „*novae species*“ zu unterscheiden; das sind mehr denn doppelt so viele Arten, als bisher überhaupt aus dieser formenreichsten, von JOHANNES MÜLLER begründeten Protisten-Klasse bekannt waren. Nach der Zusammenstellung, welche kürzlich STÖHR in seiner fossilen „Radiolarien-Fauna der Tripoliner Grotte in Sicilien“ gegeben hat (Palaeontographica, 1880 p. 73), beträgt die Gesamtzahl der bis jetzt bekannten Radiolarien-Species 865, von denen 460 lebend, die übrigen fossil sind;

indessen ist dabei zu bemerken, dass viele der hier anerkannten und mit gerechneten von EHRENBURG aufgestellten Arten entweder nur sehr unvollkommen diagnosticirt oder überhaupt ganz unhaltbar sind; kaum 300 lebende und ungefähr eben so viele fossile Arten waren bisher kenntlich beschrieben und abgebildet. Andererseits aber zweifle ich nicht, dass ein Beobachter, der weitere zehn Jahre auf die genaueste Durchforschung des von mir untersuchten, fast unergründlich reichen Challenger-Materials verwenden würde, die Zahl der neuen, darin befindlichen Species (— bei mittlerer Ausdehnung des Species-Begriffs —) wohl noch um mehr als weitere tausend Arten würde erhöhen können, besonders wenn dabei alle die kleineren und kleinsten (zum Theil sehr unscheinbaren) Formen genau unterschieden würden. Jedenfalls übertrifft die Gesamtzahl der neuen lebenden Radiolarien-Species, welche sich in den Sammlungen der Challenger-Expedition vorfinden, um mehr als das Dreifache die Gesamtzahl aller Arten dieser Rhizopoden-Klasse, welche bisher lebend oder fossil beobachtet worden sind.

Sowohl dem wissenschaftlichen Director der Challenger-Expedition, SIR WYVILLE THOMSON, als seinem ersten Assistenten, Mr. JOHN MURRAY, bin ich für die grosse Liberalität, mit der mir alles auf die Radiolarien bezügliche Material der Challenger-Sammlung überlassen wurde, zu lebhaftem Danke verpflichtet; ebenso auch Dr. RAE und Mr. PIERCEY für eine Anzahl vorzüglicher Präparate. Die vollständige systematische Beschreibung der neuen Formen wird im Laufe der nächsten Jahre erscheinen, sobald die zugehörigen Tafeln (im Quart-Format des Challenger-Werks) alle lithographirt und gedruckt sind. Bis jetzt sind deren fünfzig fertig. Dreissig andere befinden sich in lithographischer Arbeit und für vierzig weitere Tafeln liegen die Zeichnungen (sämmtlich mit der Camera lucida gefertigt) vollständig vor; indessen reicht diese grosse Zahl immerhin noch lange nicht aus, um alle neuen Arten vollständig abbilden zu können. Letzteres erscheint zunächst auch kaum erforderlich, da das hohe morphologische Interesse der neuen Formenwelt nicht sowohl in der unendlichen Variabilität einzelner Gestalten-Gruppen besteht, als vielmehr in der vollständigen Reihe allmählicher Uebergangs-Formen, welche die divergenten Typen zu phylogenetischen Reihen zu verknüpfen gestattet. Trotz der endlosen Mannichfaltigkeit der Gestaltung, welche die Anpassung bedingt, bleibt dennoch die Einheit des „Bauplans“, welche die Vererbung bewirkt, auch hier überall erkennbar.

Da ich einerseits gegenwärtig mit den Vorarbeiten zu diesem Werke zu einem gewissen Abschlusse gekommen bin, und da ich andererseits im Begriffe stehe, in wenigen Tagen eine halbjährige wissenschaftliche Reise nach Indien (hauptsächlich nach Ceylon) anzutreten, erscheint es mir zweckmässig, hier einen vorläufigen Entwurf des neuen Radiolarien-Systems zu veröffentlichen, wie sich dasselbe durch den ungeheuern Zuwachs an neuen Formen umgestaltet hat. Dabei habe ich die Familien und Genera, welche ich 1862 in meiner Monographie der Radiolarien veröffentlicht, grösstentheils beibehalten, nur um Vieles vermehren können. Hingegen ist die Gruppierung der Familien und ihre Zusammenstellung zu Ordnungen wesentlich verbessert worden, wie ich theilweise bereits in meinem „Protistenreich“ (1878) andeutete. Die Ordnungen, welche nachstehend unterschieden wurden, sind hauptsächlich auf die trefflichen Untersuchungen von RICHARD HERTWIG gegründet, welcher in seiner wichtigen Abhandlung über „den Organismus der Radiolarien“ (1879) zuerst die Histologie dieser Protisten vollständig aufgeklärt und ihr Verhältniss zur gegenwärtigen, neuerdings so bedeutend reformirten Zellen-Theorie festgestellt hat. In den meisten Punkten führen meine Untersuchungen zu einer erfreulichen Bestätigung der neuen Anschauungen, welche von HERTWIG auf ein verhältnissmässig sehr beschränktes Untersuchungs-Material gegründet wurden. Als wesentlichstes Merkmal der Radiolarien-Klasse — gegenüber den anderen Rhizopoden — bleibt demnach die von mir 1862 zuerst unterschiedene Centralkapsel bestehen, jene bedeutungsvolle Zellmembran, welche den centralen Theil des einzelligen Körpers von dem peripherischen scheidet. Innerhalb der Centralkapsel liegt der Kern der Zelle und entwickeln sich die kleinen, mit einer Geissel versehenen Schwärmsporen. Ausserhalb der Centralkapsel liegt zunächst die Matrix der Pseudopodien und darüber die voluminöse Gallerthülle, durch welche die von der ersteren ausstrahlenden Pseudopodien hindurchtreten.

Conspectus ordinum Radiolarium classis.

I.	I A. Capsula centrali ubique poris perforata, ab origine sphaerica (homaxonia) membrana capsulae simplici; [Holo-trypasta.]	1. Skeleto deficiente aut solum spiculis siliceis (raro calca-reis) pluribus separatis soli-dis composito, nucleo cel-lulae unico.	Ordo I. Collodaria (= <i>Thalassicollae</i> = <i>Pancolla</i>).
Subclassis: Monocyt-taria <i>Radiolaria monozoa</i> .		2. Skeleto reticulato, testam siliceam clathratam aut spon-giosam referente; ab origine sphaera clathrata centrali; deinde modo globoso modo discoideo aut irregulari, nu-cleo cellulae unico.	Ordo II. Peripylaria (= <i>Peripylea</i> = <i>Spunellaria</i> = <i>Sphaerellaria</i>).
Capsula centrali unica, solitaria.		3. Skeleto spiculis vel aculeis acanthiniceis (raro siliceis), in uno puncto radiatim con-iunctis composito, interdum ramis aculeorum testam cla-thratam sphaericam forman-tibus, nucleis cellulae plu-ribus.	Ordo III. Acantharia (= <i>Acanthometrae</i> = <i>Panacantha</i> = <i>Acanthometrea</i>).
	I B. Capsula centrali monaxonia, parte non perforata, parte area porosa unica vel multiplici perforata [Mero-trypasta.]	4. Skeleto monaxonio siliceo clathrato (plerumque trira-diato), membrana capsulari simplici, area porosa unica, nucleo cellulae unico.	Ordo IV. Monopylaria (= <i>Monopylea</i> = <i>Nassellaria</i> = <i>Cyrtellaria</i>).
		5. Skeleto siliceo polymorpho, plerumque tubulis siliceis in-signi; membrana capsulari duplici, areis porosis plu-ribus (una principali et una vel pluribus accessoriis), nu-cleo cellulae unico.	Ordo V. Phaeodaria (= <i>Tripyleae</i> = <i>Pausolenia</i>).
II. Subclassis: Polycyttaria (<i>Radiolaria polyzoa</i>).		6. Skeleto cujusvis capsulae testam siliceam cla-thratam subsphaericam formante.	Ordo VI. Symbelaria = <i>Collosphaerida</i> .
Capsulis centralibus pluribus, in coenobium consociatis, colla alveolata connexis, ubique poris perforatis, nucleis cellulae pluribus.		7. Skeleto deficiente aut spiculis siliceis pluribus separatis composito.	Ordo VII. Syncollaria = <i>Sphaerozoida</i> .

Die Species der Radiolarien, welche unter den hier aufgeführten 630 Genera unterschieden werden können und deren Zahl (mit Einschluss der früher schon unterschiedenen) Dreitausend übersteigt, verhalten sich mit Bezug auf ihren specifischen Charakter und ihre Constanz ganz ebenso wie die sogenannten „Species“ in den niederen und höheren Klassen des Thier- und Pflanzen-Reichs. Ein Theil derselben ist sehr constant und kommt in Tausenden von Individuen von derselben typischen Form vor; ein anderer Theil ist umgekehrt sehr variabel und zeigt unter zahlreichen Individuen kaum zwei ganz gleiche Formen; zwischen diesen beiden Extremen finden sich alle Mittelstufen vor. Hinsichtlich der topographischen Verbreitung lassen sich unter den Radiolarien im Allgemeinen drei Gruppen unterscheiden: A. pelagische, an der Oberfläche des ruhigen Meeres schwebende; B. zonare, in bestimmten Zonen der Meerestiefen (bis über 20,000 Fuss hinab) schwebende, und C. profunde, auf dem Boden des tiefen Meeres lebende. Im Allgemeinen entsprechen (bis zu 27,000 Fuss hinab) den verschiedenen Tiefen-Zonen verschiedene Form-Charaktere, namentlich in der Bildung des Kiesel-Skelets; die zierlichsten und zartesten Formen finden sich grösstentheils an der Meeres-Oberfläche; die schwerfälligsten und massivsten umgekehrt in den grössten Tiefen; letztere gleichen am meisten den fossilen Arten von Barbados. Viele lebende und fossile Arten sind identisch. Innerhalb der einzelnen Ordnungen der Radiolarien-Klasse lassen sich die verwandten Genera mit mehr oder minder grosser Wahrscheinlichkeit phylogenetisch von einer gemeinsamen Stammform ableiten; ihr Verwandtschafts-Verhältniss entspricht den Grundsätzen der Entwicklungs-Theorie. —

Prodromus Systematis Radiolarium.

Classis: Radiolaria.

Rhizopoda marina capsula centrali munita et sporis flagellatis in ea formatis propagantia. (Protoplasmate corporis unicellularis diviso in duas partes, internam vel intracapsularem a membrana cellulae inclusam et nucleum continentem, et externam vel extracapsularem ab involucrio gelatinoso circumdatam et pseudopodia numerosa tennissima emittentem).

(N.B. Genera * notata sunt nova *)

I. Ordo: Monopylaria.

(*Monopylaria* vel *Monopylea*, HERTWIG, 1879.)

(*Nassellaria*, inclusis *Spyridinis*, EIRENBERG, 1875.)

Radiolaria monocyttaria, capsula centrali solitaria, monaxoniam, area porosa capsulae unica, membrana capsulae simplici, nucleo unico, skeleto siliceo extracapsulari plerumque testam clathratam monaxoniam formante.

I. Familia: Plectida.

(= Plegmidea, H. 1878, = Plagiacanthida). — Monopylaria skeleto siliceo spinoso, aut aculeis in centro conjunctis composito, aut ramis aculeorum vimentum laxum (sed non testam clathratam) formante. Capsula centrali extrae skeleto adjacenti.

1. Subfamilia: Plagonida.

Plectida skeleto spinoso, nonnisi aculeis siliceis in centro conjunctis composito, quorum rami liberi non coalescunt nec vimenta formant. Capsula centrali lateraliter skeleto adjacenti.

1a. Tribus: Triplagida.

Skeleto aculeis tribus, simplicibus aut ramosis, ex uno puncto radiantibus composito.

A. Tribus aculeis simplicibus.

1. TRIPLAGIA*.

B. Tribus aculeis ramosis.

BI. ramis regulariter in series dispositis.

2. PLAGIACANTHA.

BII. ramis irregulariter dispersis.

3. PLAGONIUM*.

1b. Tribus: Tetraplagida.

Skeleto aculeis quatuor, simplicibus aut ramosis, e centro radiantibus composito.

- | | |
|-------------------------------------|-------------------|
| A. Quatuor aculeis simplicibus. | 4. TETRAPLAGIA *. |
| B. Quatuor aculeis ramosis. | |
| BI. ramis regulariter dispositis. | 5. PLAGIOCARPA *. |
| BII. ramis irregulariter dispersis. | 6. PLAGONIDIUM *. |

1c. Tribus: Polyplagida.

Skeleto aculeis multis (quinque aut pluribus), e centro radiantibus composito.

- | | |
|--|----------------------|
| A. aculeis sex simplicibus. | 7. HEXAPLAGIA *. |
| B. acul. sex ramosis, ramis regular. disp. | 8. HEXAPLAGIDIUM *. |
| C. aculeis novem simplicibus. | 9. ENNEAPLAGIA *. |
| D. acul. nov. ramosis ramis irregul. disp. | 10. ENNEPLAGIDIUM *. |

2. Subfamilia: Plectanida.

Plectida skeleto viminali, aculeis siliceis ramosis in centro conjunctis, quorum rami coalescunt et vimenta laxa formant.

2a. Tribus: Triplectida.

Skeleto viminali, aculeis tribus ramosis composito, quorum rami caliti vimentum laxum formant.

- | | |
|---|--------------------|
| A. vimento regulari, tribus aculeis ordine dispositis. | |
| AI. Aculeis tribus in aequa planitie sitis, vimento reticulum planum formante. | 11. TRIPLECTA *. |
| AII. Aculeis tribus costas pyramidis triangul. formantibus, cujus tria lat. vimentum occupat. | 12. PLECTANIUM *. |
| B. vim. irreg., acul. trib. sine ord. disp. | 13. PLECTOPHORA *. |

2b. Tribus: Tetraplectida.

Skeleto viminali, aculeis quatuor ramosis composito, quorum rami coaliti vimentum laxum formant:

- | | |
|---|--------------------|
| A. vimento regulari, latera pyramidis triangularis occupante, cujus tres costas tres aculei formant, quarto aculeo in apice culminante. | |
| AI. vimento monocyr. simil., cap. ap. | 14. TETRAPLECTA *. |
| AII. vimento dicyrtidi similis, utroque articulo aperto. | |
| | 15. AMPHIPLECTA *. |
| B. vim. irreg., aculeis quatuor sine ord. disp. | 16. PERIPLECTA *. |

2c. Tribus: Polyplectida.

Skeleto viminali aculeis multis (quinque aut pluribus) ramosis composito, quorum rami coaliti vimentum laxum formant.

- A. aculeis quinque ramosis, e centro radiantibus, quorum rami coaliti vimentum irregulare formant. 17. PENTAPLEGMA*.
- B. aculeis sex ramosis, e centro radiantibus, quorum rami coaliti vimentum regulare formant. 18. HEXAPLEGMA*.
- C. aculeis novem, e centro radiantibus, quorum rami coaliti vimentum regulare formant. 19. ENNEAPLEGMA*.
- D. aculeis plurimis (10 — 20 aut pluribus) e centro radiantibus, quorum rami coaliti vimentum irregulare formant. 20. PLEGMATIUM*.

II. Familia: **Cyrtida** (H. 1862).

Monopylaria testa silicea clathrata monaxonica aut triradiata (Skeleto a tribus aculeis siliceis in centro conjunctis derivato, quorum rami testam regularem cancellatum formant; promorpha testae laterali — triradiata; testae polo apicali clauso, polo basali alias clauso, alias aperto; testa modo simplici inarticulata, sine stricturis (Monocyrtida), modo stricturis transversis in articulos duo aut plures seriem formantes divisa (Polycyrtida); capsula centrali a testa involuta.

Die Familie der Cyrtiden oder Cyrtoiden bildet die formenreichste und wichtigste Gruppe unter den Monopylarien. Sie ist wahrscheinlich phylogenetisch von den Plectiden abzuleiten, welche ich als die Stammgruppe dieser Ordnung betrachte. Indem die 3 Stacheln der Triplagiden (oder die 4 Stacheln der Tetraplagiden) sich verästeln und die Aeste derselben zu einem Netzwerke sich verbinden, entstehen die lockeren Geflechte der Triplectiden und Tetraplectiden. Diese gehen ohne scharfe Grenze in die einkammerigen Gitterschalen der Monocyrtiden über, welche dem ersten Gliede oder dem „Köpfchen“ der übrigen Cyrtiden entsprechen. Auch diese sind ursprünglich wohl alle dreistrahlig, indem drei basale Stacheln von der Schalen-Mündung ausgehen, ein hinterer (caudaler) und zwei vordere (laterale). Als vierter Stachel tritt dazu der nach oben gerichtete capitale. Dieser läuft bald frei durch die Axe des Schalenraums, bald in dessen hinterer Gitterwand nach aufwärts. Er entspricht wahrscheinlich der hinteren Hälfte des Ringes der Spyrideen und Stephiden. Aus den dreistrahligten Cyrtiden sind die strahlenlosen durch Rückbildung, die vielstrahligen durch Vermehrung der drei ursprünglichen Radien abzuleiten.

Conspectus 5 subfamiliarum et 30 tribuum.	I. Tribus. — <i>corida</i> .	II. Tribus. — <i>pilda</i> .	III. Tribus. — <i>phormida</i> .	IV. Tribus. — <i>capsida</i> .	V. Tribus. — <i>perida</i> .	VI. Tribus. — <i>platinida</i> .
Familiae Cyrtidum. C. T. = Tabulae Challenger-Rad.	aperta, eradiata (ostio simplici, radiis extra non perspicuis).	aperta, tria- diata (ostio simplici, radiis tribus extra perspicuis).	aperta, multi- radiata (ostio simplici, radiis quatuor aut pluribus).	clausa, era- diata (ostio elathrato, ra- diis extra non perspicuis).	clausa, tria- diata (ostio elathrato, ra- diis tribus perspicuis).	clausa, multi- radiata (ostio elathrato, ra- diis quatuor aut pluribus).
Monocyrtida articulo uno	Archicorida c. Taf. 51.	Archipilda c. Taf. 52.	Archiphormida c. Taf. 54.	Archicapsida c. Taf. 53.	Archiperida c. Taf. 53.	Archiphatnida c. Taf. 53.
Dyocyrtida articulis duobus.	Sethocorida c. Taf. 55, 58, 59.	Sethopilda c. Taf. 60—64.	Sethophormida c. Taf. 56.	Sethocapsida c. Taf. 57.	Sethoperida c. Taf. 57.	Sethophatnida c. Taf. 57.
Triocyrtida articulis tribus.	Theocorida c. Taf. 68, 69, 74.	Theopilda c. Taf. 71—73.	Theophormida c. Taf. 65.	Theocapsida c. Taf. 66.	Theoperida c. Taf. 67.	Theophatnida c. Taf. 70.
Tetracyrtida articulis quatuor.	Artocorida c. Taf. 77.	Artopilda c. Taf. 77.	Artophormida c. Taf. 75.	Artocapsida c. Taf. 78.	Artoperida c. Taf. 75.	Artophatnida c. Taf. 78.
Stichocyrtida articulis pluribus.	Stichocorida c. Taf. 79, 80.	Stichopilda c. Taf. 75.	Stichophormida c. Taf. 75.	Stichocapsida c. Taf. 76.	Stichoperida c. Taf. 75.	Stichophatnida c. Taf. 75.

1. Subfamilia: **Monocyrtida**.

Cyrtoidea monothalamia vel unicamera, sine stricturis,

1a. Tribus: Archicorida.

Monocyrtida aperta eradiata.

A. Archicorida limbata (= *Cyrtocalpida*). (Archicorida margine ostii laevi aut succiso).

A I. obtusa (capitulo laevi, non spinoso).

Ia. testa oviformi, ostio coarctato. 21. CYRTOCALPIS.

Ib. testa conica, sensim versus ostium dilatata.

b† coni axi recta. 22. CORNUTELLA.

b†† coni axi curvata. 23. CORNUTISSA*.

Ic. testa mitraef., subito dilat. 24. MITROCALPIS*.

A II. acuta (capitulo spinoso, non laevi).

Ia. testa oviformi, ostio coarctato.

a† spina capituli unica. 25. ARCHICORYS*.

a†† spinis capituli pluribus. 26. ARCHILOPHUS*.

Ib. testa conica, sens. vers. ost. dil.

b† coni axi recta. 27. CORNUTANNA*.

b†† coni axi curvata. 28. CORNUTOSA*.

b††† coni axi spirali. 29. CORNUTURA*.

B. Archicorida coronata (= *Carpocanida*). (Archicorida margine ostii dentium corona ornato).

B I. obtusa (capitulo laevi, non spinoso).

Ia. testa oviformi, ostio coarctato. 30. CARPOCANIUM.

Ib. testa mitraef., ostio dilatato. 31. HALICALYPTRA.

B II. acuta (capitulo spinoso, non laevi).

IIa. spina capituli unica. 32. ACROCALPIS*.

IIb. testa spinosa, multis spinis obtecta.

a† spinis testa esimplicibus. 33. ECHINOCALPIS*.

a†† spinis ramosis. 34. CLADOCALPIS*.

a††† spallio arachnoideo. 35. ARACHNOCALPIS.

1b. Tribus: Archipilida.

Monocyrtida aperta triradiata.

A. Archipilida limbata (= *Trissopilida*). (Archipilida margine ostii laevi aut succiso).

A I. obtusa (capitulo laevi, non spinoso).

Ia. tribus spinis later. simplicibus. 36. ARCHIPILIUM*.

Ib. tribus alis lateralib. clathratis. 37. PTEROPILIUM*.

A II. acuta (capitulo spinoso, non laevi).

IIa. tribus spinis lateralibus. 38. TRISSOPILIUM*.

IIb. tribus costis longitudinalibus. 39. TRIPLEURIUM*.

- B. Archipilida coronata (= *Tripocalpida*). (Archipilida margine ostii dentium corona ornato).
 BI. obtusa (capit. laevi, non spin.). 40. TRIPTEROCALPIS*.
 BII. acuta (capitulo spinoso, non laevi). 41. TRIPOCALPIS*.
- C. Archipilida tripoda (= *Tripodiscida*). (Archipilida margine ostii tribus appendicibus ornato).
 BI. obtusa (capitulo laevi, non spinoso).
 Ia. tribus pedibus simplicibus. 42. TRIPODISCUS*.
 Ib. tribus pedibus ramosis. 43. TRIPODISCUM*.
- BII. acuta (capitulo spinoso, non laevi).
 IIa. tribus costis lateralibus dentatis, intres dentes terminales productis. 44. TRIPRIONIUM*.
 IIb. tribus pedibus terminalibus sine costis lateralibus longitudinalibus.
 c† pedibus simplicibus. 45. TRIPILIDIUM*.
 c†† pedibus ramosis. 46. TRIPODOCORYS*.
 c††† pedibus clathratis. 47. TRIDICTYOPUS*.

1c. Tribus: Archiphormida.

Monocyrtida aperta multiradiata.

- A. Archiphormida limbata (*Acropyramida*). Testa pyramidalis, versus ostium sensim ampliata, costis rectis quatuor aut pluribus in angulis pyramidis (poris cancelli quadratis vel rectangulis); margine ostii laevi aut succiso.
 AI. Testa laevi, nec spinosa nec spongiosa.
 Ia. simplicibus clathris. 48. BATHROPYRAMIS*.
 Ib. duplicibus clathris. 49. CINCLOPYRAMIS*.
- AII. Testa spinosa vel spongiosa.
 IIa. testa spinis simplicibus obtecta. 50. ACROPYRAMIS*.
 IIb. testa spinis ramosis obtecta. 51. CLADOPYRAMIS*.
 IIc. testae spinis in pallium arachnoideum vel spongiosum unitis. 52. PERIPYRAMIS*.
- B. Archiphormida coronata (*Haliphormida*). Testa oviformi, versus ostium sensim coarctata, costis longitudinalibus in spinas coronae terminalis protractis.
 BI. obtusa (capit. laevi, non spinoso). 53. ARCHIPHORMIS*.
 BII. acuata (cap. spinoso, non laevi). 54. HALIPHORMIS.

1d. Tribus: Archicapsida.

Monocyrtida clausa eradiata (Testa oviformi vel subsphaerica).

- A. Archicapsida obtusa (capitulo laevi, non spinoso)
 testa laevissima. 55. ARCHICAPSA*.

B. *Archicapsida acuta* (capitulo spinoso, non laevi).BI. testa laevi, spina unica capitali. 56. *HALICAPSA* *.BII. testa spinosa. 57. *ECHINOCAPSA* *.1e. Tribus: *Archiperida*.*Monocyrtida clausa triradiata*.A. *Archiperida obtusa* (capitulo laevi, non spinoso).AI. testa oviformi, non compr., tripoda. 58. *ARCHIBURSA* *.

AII. testa bursaeformi, dorsoventraliter compressa.

spinis tribus simplicibus. 59. *PLATYBURSA* *.pedibus tribus clathratis. 60. *CLATHROBURSA* *.B. *Archiperida acuta* (capitulo spinoso, non laevi).

BI. cavo testae libero, sine axi centrali (spina capituli cum spina caudali per bacillum conjuncto, qui in pariete testae dorsali situs est).

Ia. pedibus tribus simplicibus. 61. *ARCHIPERA* *.Ib. pedibus tribus ramosis. 62. *ARCHIPERIDIUM* *.Ic. pedibus tribus alatis, per alas tres clathratis cum spina apicali conjunctis. 63. *PTEROPERIDIUM* *.

BII. cavo testae cum axi centrali (spina capitali infra in bacillum axialem prolongato qui in centro ostii cum pedibus tribus conjungit).

IIa. pedibus tribus simplicibus. 64. *ARCHISCENIUM* *.IIb. pedibus tribus ramosis. 65. *CLADOSCENIUM* *.IIc. pedibus tribus alatis, per alas tres clathratis cum spina apicali conjunctis. 66. *PTEROSCENIUM* *.1f. Tribus: *Archiphatnida*.*Monocyrtida clausa multiradiata*.A. *Archiphatnida obtusa* (capitulo laevi, non spinoso).

AI. corona spinarum quatuor.

Ia. spinis termin. quatuor simpl. 67. *ARCHIPHATNA* *.Ib. spinis termin. quat. ramosis. 68. *CLADOPHATNA* *.

AII. corona spinarum quinque aut plurium.

IIa. spinis coronae simplicibus. 69. *CORONOPHATNA* *.IIb. spinis coronae ramosis. 70. *STEPHANOPHATNA* *.B. *Archiphatnida acuta* (capitulo spinoso, non laevi).

AI. corona spinorum quatuor.

Ia. spinis termin. quat. simplic. 71. *TETRARHABDA* *.Ib. spinis termin. quat. ramos. 72. *TETRACORETHRA* *.Ic. alis clathr. quat. vertic. 73. *TETRAPTEROMA* *.

A II. corona spinarum quinque aut plurium.

IIa. spinis coronae simplicibus. 74. ACROCORONA*.

IIb. spinis coronae ramosis. 75. CLADOCORONA*.

2. Subfamilia: **Dyocyrtida.**

Cyrtoidea dithalamia vel bicamera, strictura transversa articulum testae primum (vel capitale) a secundo (vel basali) separante.

2a. Tribus: **Sethocorida.**

Dyocyrtida aperta eradiata.

A. Sethocorida limbata = *Lophophaenida*. (Sethocorida margine ostii laevi aut succiso).

A I. obtusa (capitula laevi, non spinoso).

Ia. secundo articulo oviformi, ostio coarctato.

a† primo articulo libero. 76. DICTOCEPHALUS.

a†† primo art. incluso. 77. CRYPTOCEPHALUS*.

Ib. secundo articulo conico aut disciformi, ostio dilatato. 78. PLATYCRYPHALUS*.

A II. acuta (capitula spinoso, non laevi).

IIa. secundo articulo oviformi, ostio coarctato.

a† spina capituli unica. 79. SETHOCORYS*.

a†† spinis capituli pluribus. 80. LOPHOPHAENA.

IIb. secundo articulo conico, ostio nec coarctato nec dilatato.

b† spina apicali unica. 81. CORNUTELLUM*.

b†† spinis capituli pluribus.

§ 1. sec. articulo laevi. 82. CONARACHNIUM*.

§ 2. secundo articulo spinis simplicibus ob-
tecto. 83. PHLEBARACHNIUM*.

§ 3. secundo articulo spinis ramosis ob-
tecto. 84. CLADARACHNIUM*.

§ 4. secundo articulo pallio arachnoideo in-
cluso. 85. PERIARACHNIUM*.

IIc. secundo articulo disciformi appanato, ostio dilata-
to. 86. SETHODISCUS*.

B. Sethocorida coronata (= *Anthocyrtida*). (Sethocorida margine ostii dentium corona ornato).

B I. obtusa (capitula laevi, non spinoso).

Ia. secundo articulo oviformi, ostio coarctato.

a† primo articulo libero. 87. DICTYOPRORA*.

a†† primo art. incluso. 88. CRYPTOPRORA.

Ib. secundo articulo conico aut disciformi, ostio dilatato. 89. PLATYSESTRUM*.

B II. *acuta* (capitulo spinoso, non laevi).

II a. secundo artic. oviformi, ostio coarctato.

a† corona spinarum terminali, in margine ostii.

90. ANTHOCYRTIS.

a†† corona spinarum subterminali, supra marginem ostii. 91 ANTHOCYRTIDIUM*.

II b. secundo articulo conico, ostio dilatato.

b† spina capit. unica. 92. EUCYRTOMPHALUS*.

b†† spinis cap. pluribus. 93. EUCECYPHALUS.

2b. Tribus: Sethopilida.

Dyocyrtida aperta triradiata.

A. Sethopilida limbata (*Callimitrida*). (Sethopilida margine ostii laevi aut succiso).

A I. secundo articulo simpliciter clathrato.

I a. secundo articulo tricostrato.

a† obtusa (capitulo laevi, non spinoso).

94. LAMPRODISCUS.

a†† acuta (cap. sp., n. l.). 95. LAMPRODISCULUS*.

I b. secundo articulo trispinoso.

a† obtusa (capitulo laevi, non spinoso).

96. PSILOMELISSA*.

a†† acuta (capitulo spinoso, non laevi).

§ 1. spina capituli unica. 97. LITHOMELISSA.

§ 2. spinis cap. plurib. 98. SETHOMELISSA*.

I c. secundo articulo tribus alis cancellatis.

99. CALLIMITRA*.

A II. secundo articulo trifido (tribus aperturis magnis inter tres costas clathratas).

II a. obtusa (cap. laevi, non spin.). 100. SETHOPILIUM*.

II b. acuta (capitulo spinoso, non laevi).

b† sine pall. arachnoid. 101. CLATHROCAËNIUM.

b†† cum pallio arachnoidea.

102. CLATHROLYCHNUS*.

B. Sethopilida coronata (*Lampromitrida*). Sethopilida margine ostii dentium corona ornato. — omnia acuta.

B I. sec. articulo simpliciter clathrato. 103. LAMPROMITRA*.

B II. secundo articulo trifido (tribus aperturis magnis inter tres costas clathratas). 104. CLATHROCORONA*.

- C. *Sethopilida tripoda* (*Lychnocanida*) — omnia acuta.
- CI. secundo articulo simpliciter clathrato.
- Ia. tribus costis art. secundi in spinas terminales productis.
- a† spina capituli unica. 105. *DICTYOPHIMUS*.
- a†† spinis capituli plurib. 106. *LAMPROTRIPUS**.
- Ib. tribus pedibus, sine costis.
- b† pedibus solidis. 107. *LYCHNOCANIUM*.
- b†† pedib. basi clathrat. 108. *LYCHNODICTYUM**.
- CII. secundo articulo trifido (tribus aperturis magnis inter tres costas clathratas).
- IIa. secundo art. trispinoso. 109. *CLATHROMITRA**.
- IIb. sec. art. tribus alis cancell. 110. *CLATHROCORYS**.
- 2c. Tribus: *Sethophormida*.
- Dyocyrtida* aperta multiradiata.
- A. *Sethophormida complanata* (testa plana, secundo articulo disciformi aut parum elevato, radiis 4 aut pluribus fortibus, valde divergentibus, primo articulo plerumque magno obtuso).
- AI. costis secundi articuli quatuor. 111. *TETRAPHORMIS**.
- AII. cost. sec. art. quinque. 112. *PENTAPHORMIS**.
- AIII. cost. sec. art. sex. 113. *HEXAPHORMIS**.
- AIV. cost. sec. art. novem. 114. *ENNEAPHORMIS**.
- B. *Sethophormida elevata* (testa elevata, secundo articulo pyramidali, radiis 4 aut pluribus parum divergentibus, primo articulo plerumque parvo acuminato).
- BI. secundo articulo laevi, non spinoso.
- Ia. sec. art. simplic. clathr. 115. *CEPHALOPYRAMIS**.
- Ib. sec. art. dupliciter clathrato (reticulis tenuissimis in cancellis testae). 116. *PLECTOPYRAMIS**.
- BII. secundo articulo spinoso.
- IIa. spin. art. sec. simplicibus. 117. *ACANTHOCORYS**.
- IIb. spinis art. secundi inter se filis tenuibus conjunctis, pallium arachnoideum (etiam capitulum involvens) formantibus. 118. *ARACHNOCORYS*.
- BIII. secundo articulo alis cancellatis quatuor verticalibus cum primo conjuncto. 119. *SETHOPYRAMIS**.

2d. Tribus: Sethocapsida.

Dyocyrtida clausa eradiata.

A. Sethocapsida obtusa (capitula laevi, non spinosa).

A I. capitula non tubulosa.

Ia. capitula libera. 120. SETHOCAPSA*.

Ib. capitula partim a secundo articulo involuta.

121. CRYPTOCAPSA*.

A II. capitula tubulosa (poro uno in tubulum lateralem producta). 122. DICOLOCAPSA*.

B. Sethocapsida acuta (capitula spinosa, non laevi).

B I. spina capituli unica.

Ia. capitula libera. 123. LITHOPERA.

Ib. capitula partim a secundo articulo involuta.

124. CRYPTOPEA*.

B II. spinis capituli pluribus. 125. LOPHOCAPSA*.

2e. Tribus: Sethoperida.

Dyocyrtida clausa triradiata.

A. Sethoperida obtusa (capitula laevi, non spinosa).

A I. secundo articulo rotundato, tribus spinis lateralibus ornato. 126. PEROMELISSA*.

A II. secundo articulo pyramidato, tribus spinis terminalibus armato. 127. MICROMELISSA*.

B. Sethoperida acuta (capitula spinosa, non laevi).

B I. secundo articulo rotundato, tribus spinis lateralibus ornato.

Ia. spina capituli unica. 128. SETHOPERA*.

Ib. spinis capituli pluribus. 129. SETHOPERIDIUM*.

B II. secundo articulo pyramidato, tribus appendicibus terminalibus armato.

IIa. tribus basis appendicibus spinaeformibus.

130. TETRAEDRINA*.

IIb. trib. bas. append. clathrat. 131. SETHOCHYTRIS*.

2f. Tribus: Sethophtatnida.

Dyocyrtida clausa multiradiata.

A. Sethophtatnida obtusa, secundo articulo rotundato. quatuor spinis lateralibus. 132. SETHOPHTATNA*.

B. Sethophtatnida acuta, secundo articulo pyramidato. sex costis et sex spinis terminalibus. 133. CLISTOPHTATNA*.

3. Subfamilia: **Triocyrtida**.

Cyrtoidea trithalamia vel tricamera, testa stricturis duabus transversis in tres articulos divisa.

3a. Tribus: **Theocorida**.

Triocyrtida aperta eradiata.

A. *Theocorida limbata (Lophocorida)*. margine ostii laevi aut succiso.

A I. obtusa (cap. laevi, non spinoso). 134. *TRICOLOCAMPE**.

A II. acuta (capit. spin., non laevi). 135. *CECRYPHALIUM**.

II a. cum bacillo axiali interno. 136. *AXOCORYS**.

II b. sine bacillo axiali interno.

b † tertio articulo costato.

§ cost. long. tribus. 137. *TRILAMPTERIUM**.

§§ cost. longit. quatuor. 138. *LAMPTERIUM**.

§§§ cost. long. multis. 139. *CYCLADOPHORA**.

b †† tertio articulo non costato (sine costis longitudinalibus).

§ tertio articulo oviformi, nec tubiformi nec disciformi.

§ a. spina cap. unica. 140. *THEOCORYS**.

§ b. spinis cap. mult. 141. *LOPHOCORYS**.

§§ tertio articulo aut tubiformi aut discif.

§§ a. tertio articulo coarctato, in tubum arcum longum producto.

141. *THEOSYRINGIUM**.

§§ b. tertio artic. dilatato, discum annul. formante. 142. *THEOCALYPTRA*.

B. *Theocorida coronata (Calocyclida)*. margine ostii corona spinarum terminali ornato. — Omnia acuta.

B I. corona simplici.

Ia. dentibus coronae spinosis. 143. *CALOCYCLAS*.

Ib. dent. cor. poris perforat. 144. *CLATHROCYCLAS**.

B II. corona duplici aut multiplici.

II a. duabus vel pluribus coronis terminalibus.

145. *LAMPROCYCLAS**.

II b. una corona terminali, altera aequatoriali (inter II et III. articulum). 146. *DIPLOCYCLAS**.

3b. Tribus: Theopilida.

Tricystida aperta triradiata.

A. Theopilida secundo articulo triradiato (*Pterocorida*) (= costis aut appendicibus medii articuli tribus perspicuis).

AI. limbata (ostia testae laevi aut succiso).

Ia. secundo articulo simpliciter clathrato.

a† costis articuli secundi tribus non prominentibus. 147. THEOPILIUM*.

a†† costis articuli secundi tribus in spinas productis. 148. PTEROCORYS*.

a††† costis articuli secundi tribus in alas clathratas productis.

§ tribus alis non in capitulum productis.

149. DICTYOCERAS.

§§ tribus alis in capitulum productis.

150. PTEROPILIUM*.

Ib. secundo articulo tribus aperturis magnis inter tres costas clathratas.

b† sine pallio testae arachnoideo.

151. CLATHROPILIUM*.

b†† testa pallio arachnoideo involuta.

152. ARACHNOPILIUM*.

A II. coronata (ostio testae corona spinarum terminali ornata).

IIa. spinis tribus articuli secundi et dentibus coronae simplicibus. 153. PTEROCODON.

IIb. alis tribus articuli secundi et dentibus coronae clathratis. 154. DICTYOCODON*.

A III. tripoda (ostio testae tribus appendicibus aut pedibus ornato).

IIIa. spinis terminalibus tribus simplicibus.

155. THEOPODIUM*.

IIIb. alis terminalibus tribus clathratis.

156. DICTYOPODIUM*.

B. Theopilida tertio articulo triradiato (*Podocyrtida*) = costis aut appendicibus tribus solo in tertio, sed non in secundo articulo perspicuis.

- BI. tripoda (ostia testae tribus appendicibus ornato).
- Ia. tribus appendicibus ostii spinosis, non clathratis.
a† tertio articulo non tricoſtato.
§ pedibus ſimplicibus. 157. *PODOCYRTIS*.
§§ pedibus ramosis. 158. *THYRSOCYRTIS*.
a†† tertio artic. tricoſtato. 159. *PTEROCANIUM*.
- Ib. tribus appendicibus ostii clathratis.
b† tert. art. non tricoſt. 160. *SESTROPODIUM**.
b†† tert. art. tricoſtato. 161. *PLEUROPODIUM**.
- BII. coronata (ostio testae corona spinarum terminali ornato).
tertio articulo tricoſtato. 162. *PLEUROCORYS**.
- 3c. Tribus: *Theophormida*.
Tricyrtida aperta multiradiata.
- A. *Theophormida* quadriradiata.
AI. secundo articulo quatuor radiis. 163. *THEOPHORMIS**.
AII. tertio articulo quatuor radiis.
IIa. radiis non prominentibus. 164. *THEOCANIUM**.
IIb. radiis in pedes prolongat. 165. *TETRALACORYS**.
- B. *Theophormida* quinquerradiata: tertio articulo appendicibus quinque radios. 166. *PENTALACORYS**.
- C. *Theophormida* sexradiata: tertio articulo appendicibus sex radios. 167. *HEXALACORYS**.
- 3d. Tribus: *Theocapsida*.
Tricyrtida clausa eradiata.
- A. *Theocapsida* obtusa (sine spina apicali).
AI. capitulo non tubuloso. 168. *THEOCAPSA**.
AII. cap. tub. (por. uno in tub. lat. prod.). 169. *TRICOLOCAPSA**.
- B. *Theocapsida* acuta (cum spina apicali).
BI. testa laevi. 170. *TRICOLOPERA**.
BII. testa spinosa. 171. *LOPHOPERA**.
- 3e. Tribus: *Theoperida*.
Tricyrtida clausa triradiata.
- A. *Theoperida* secundo articulo triradiato (*Lithornithida*).
AI. tribus appendicibus in secundo articulo solo.
Ia. appendicibus simplic. spin. 172. *LITHORNITHIUM*.
Ib. appendicibus clathratis. 173. *SESTRORNITHIUM**.
AII. trib. append. a sec. art. in tert. prod. 174. *THEOPERA**.

B. Theoperida tertio artic. triradiato (*Rhopalocanida*).

BI. appendicibus tertii artic. later. spinosis (non clathratis).

Ia. cono basali obtuso. 175. RHOPALOCANIUM*.

Ib. cono bas. acuminato. 176. RHOPALATRACTUS*.

BII. appendicibus tertii articuli clathratis.

IIa. appendicibus lateralibus. 177. DICTYATRACTUS*.

IIb. appendicibus terminalibus. 178. LITHOCHYTRIS*.

3f. Tribus: The'ophatnida.

Tricyrtida clausa multiradiata.

A. appendic. lateralibus tertii articuli sex. 179. THEOPHAENA*.

B. appendic. lateralibus tertii artic. novem. 180. THEOPHATNA*.

4. Subfamilia: Tetracyrtida.

Cyrtoida tetrathalamia vel quadricamera, testa stricturis tribus transversis in quatuor articulos divisa.

4a. Tribus: Artocorida.

Tetracyrtida aperta eradiata.

A. Artocorida limbata (ostio laevi aut succiso).

AI. obtusa (capitulo laevi, non spinoso).

Ia. capitulo non tubuloso. 181. LITHOCAMPIUM*.

Ib. capitulo tubuloso. 182. SIPHOCAMPIUM*.

AII. acuta (capitulo spinoso non laevi).

IIa. quarto articulo in tubulum non producto.

a† testa laevi. 183. EUCYRTIDIUM*.

a†† testa spinosa. 184. ACANTHOCYRTIS*.

IIb. quarto artic. in tub. long. prod. 185. EUSYRINGIUM*.

B. Artocorida coronata (ostio dentium corona ornato).

BI. testa laevi. 186. ANTHOCORYS*.

BII. testa spinosa. 187. ARTOCORYS*.

4b. Tribus: Artopilida.

Tetracyrtida aperta triradiata.

A. Artopilida alata (appendicibus tribus lateralibus).

AI. costis tribus spinosis lateralibus. 188. TRIACARTUS*.

AII. alis tribus clathratis later. 189. TRICTENARTUS*.

ostii limbo succiso aut laevi. 190. PTEROCORYTHIUM*.

ostii limbo spin. sex clathr. ornato. 191. ARTOPILIUM*.

B. Artopilida pedata (appendicibus tribus terminalibus).

BI. pedibus trib. spinosis, non clathratis. 192. ACOTRIPUS*.

BII. pedibus tribus clathratis. 193. PLECTOTRIPUS*.

4c. Tribus: *Artophormida*.*Tetracyrtida aperta multiradiata*.costis lateral. sex spinosis. 194. *ARTOPHORMIS**.4d. Tribus: *Artocapsida*.*Tetracyrtida clausa eradiata*.A. obtusa (capitula laevi, non spinoso). 195. *TETRACAPSA**.B. acuta (capitula spinoso, non laevi). 196. *ARTOCAPSA**.4e. Tribus: *Artoperida*.*Tetracyrtida clausa triradiata*.A. spinis tribus lateralibus. 197. *TETRAPERA**.B. costis tribus lateralibus clathratis. 198. *ARTOPERA**.4f. Tribus: *Artophatnida*.*Tetracyrtida clausa multiradiata*.spinis sex lateralibus radiantibus. 199. *ARTOPHATNA**.5. Subfamilia: *Stichocyrtida*.*Cyrtoidea polythalamia* vel *multicamera*, testa stricturis quatuor aut pluribus transversis in articulos quinque aut plures divisa.5a. Tribus: *Stichocorida*.*Stichocyrtida aperta eradiata*.A. *Stichocorida limbata* (ostio laevi aut succiso).

A I. obtusa (capitula laevi non spinoso).

Ia. stricturis omnibus separatis annuliformibus.

a† capitula non tubuloso. 200. *LITHOCAMPE*.a†† capitula tubuloso (poro uno in tubulum lateralem producta). 201. *SIPHOCAMPE**.Ib. stricturis partim contiguas, in lineam spiralem continuam productis. 202. *SPIROCAMPE**.

A II. acuta (capitula spinoso non laevi).

IIa. stricturis omnibus separatis annuliformibus.

a† testa laevi. 203. *EUCYRTIS**.a†† testa spinosa. 204. *STICHOCYRTIS**.IIb. stricturis partim contiguas, in lineam spiralem continuam productis. 205. *SPIROCYRTIS**.B. *Stichocorida coronata* (ostio dentium corona ornato).B I. obtusa (capit. laevi non spinoso). 206. *CYRTOCORIS**.B II. acuta (capitula spinoso, non laevi). 207. *STICHOCORYS**.

5b. Tribus: Stichopilida.

Stichocyrtida aperta triradiata.

A. Stichopilida alata (appendicibus tribus lateralibus).

AI. alis tribus spinosis, non clathratis.

Ia. obtusa (cap. laevi, non spin.). 208. STICHOCAMPE*.

Ib. acuta (cap. spin. non laevi). 209. STICHOPILIUM*.

AII. alis tribus lateralibus clathratis.

IIa. simpliciter clathrata. 210. STICHOPTERYGIUM*.

IIb. clathris trifidis (tribus aperturis magnis inter tres alas clathratas). 211. CLATHROPYRGUS*.

B. Stichopilida pedata (appendicibus tribus terminalibus).

BI. pedibus tribus spinosis. 212. PODOCAMPE*.

BII. pedibus tribus clathratis. 213. STICHOPIDIUM*.

5c. Tribus: Stichophormida.

Stichocyrtida aperta multiradiata. — sex costis lateralibus in sex pedes clathratos productis. 214. STICHOPHORMIS*.

5d. Tribus: Stichocapsida.

Stichocyrtida clausa eradiata.

A. obtusa (capitulo laevi, non spinoso). 215. STICHOCAPSA*.

B. acuta (capitulo spinoso, non laevi). 216. CYRTOCAPSA*.

5e. Tribus: Stichoperida.

Stichocyrtida clausa triradiata.

A. spinis tribus lateralibus. 217. STICHOPEA*.

B. costis tribus lateralibus clathratis. 218. CYRTOPEA*.

5f. Tribus: Stichophatnida.

Stichocyrt. clausa mult. sex costis lat. spin. 219. STICHOPHATNA*.

III. Familia: Botrida.

(Botryoidea = Polycyrtida, H. 1862.) Monopylariá irregularia, testa silicea clathrata pluribus cameris sine ordine certo agglomeratis composita. (— Promorpha asymmetrica. Derivanda a Monocyrtidibus? Aut partim a Spyridibus? Capitulo vel primo articulo testae subsphaerico duo aut plura altera articula annexa sunt, non seriem simplicem formantibus ut in Cyrtidibus. Stricture testae, articulos separantes, partim longitudinales, partim (pleraeque) obliquae. Forma, amplitudo et appositio articulorum plerumque ita irregulares, ut legem formationis certam cognoscere non liceant. Ostio articuli postremi (et recentissimi) alias aperto simplici, alias clauso clathrato. Ex uno vel e duobus (raro pluribus) articulis saepe tubuli porosi vel clathrati exeunt caminis instar. Capsula centrali a testa inclusa.

1. Subfamilia: **Pylobotrida**.

Botrida aperta, ostio testae (vel apertura articuli terminalis) simplici amplo, non clathrato.

- A. Testa tubulis porosis carente.
 - A I. testae laevi non spinosa. 220. BOTRYOCYRTIS.
 - A II. testa spinis armata.
 - II a. spina una capituli. 221. ACROBOTRYS*.
 - II b. spinis pluribus. 222. BOTRYACANTHA*.
- B. Testa tubulis porosis instructa (laevi).
 - B I. tubulo uno. 223. BOTRYOPYLE*.
 - B II. tubulis duobus. 224. PYLOBOTRYS*.

2. Subfamilia: **Cannobotrida**.

Botrida clausa, ostio testae (vel apertura articuli terminalis) clathrato.

- A. Testa tubulis porosis carente.
 - A I. testa laevi, non spinosa. 225. LITHOBOTRYS.
 - A II. testa spinis armata.
 - II a. spina una capituli. 226. BOTRYOCAMPE.
 - II b. spinis duobus. 227. SPYRIDOBOTRYS*.
 - II c. spinis pluribus. 228. ECHINOBOTRYS*.
- B. Testa tubulis porosis instructa (laevi).
 - B I. tubulo uno. 229. BOTRYOCANNA*.
 - B II. tubulis duobus. 230. CANNOBOTRYS*.
 - B III. tubulis tribus. 231. PHORMOBOTRYS*.

IV. Familia: **Spyrida**.

(= *Spyroidea*, HKL.; = *Spyridina*, EHRENBERG, 1847;
Zygocyrtida, HKL., 1862).

Monopylaria gemina, testa silicea clathrata gemina, cameris binis juxta compositis, annulo verticali sagittali contiguis; capsula centrali a testa inclusa. (— *Promorpha dipleura* vel *bilaterali*, dextro et sinistro antimerio symmetricis, plano sagittali annuloque separatis. Polum superiorem axis verticalis vel principalis plerumque spina apicalis (vel occipitalis) occupat, polum inferiorem ostium clathratum (poris tribus aut quatuor aut pluribus) et spina caudalis (posterior). Ad dextram et sinistram duae spinae laterales distant. Ab hac forma tripoda (*Monocyrtida triradiata acuta* cum annulo mediano) diversae *Spyridum* formae derivandae sunt.

1. Subfamilia: **Triospyrida**.

Spyrida tripoda, pedibus basalibus tribus, (uno caudali posteriori, altero dextro, altero sinistro).

1a. Tribus: **Acrospyrida**.

Triospyrida acuta, cum spina apicali (vel occipitali).

A. spina apicali simplici libera.

AI. pedibus tribus simplicibus. 232. **TRIPODOSPYRIS***.

AII. pedibus tribus ramosis. 233. **ACROSPYRIS***.

B. spina apicali ramosa, ramis confluentibus cupulam clathratam formantibus.

BI. pedibus tribus simplicibus. 234. **THOLOSPYRIS***.

BII. pedibus tribus ramosis.

IIa. ramis pedum liberis. 235. **CLADOSPYRIS***.

IIb. ramis ped. al. clathr. form. 236. **LAMPROSPYRIS***.

C. spina apicali triplici (media occipitali, duabus parietalibus).

CI. pedibus tribus simplicibus. 237. **TRIOSPYRIS***.

CII. pedibus tribus ramosis. 238. **TRICERASPYRIS***.

1b. Tribus: **Cephalospyrida**.

Triospyrida obtusa, sine spina apicali.

A. pedibus tribus simplicibus. 239. **TRISTYLOSPYRIS***.

B. pedibus tribus ramosis. 240. **CEPHALOSPYRIS***.

2. Subfamilia: **Dyospyrida**.

Spyrida dipoda, pedibus basalibus duobus, altero dextro, altero sinistro (pede caudali perduto).

2a. Tribus: **Dipodospyrida**.

Dyospyrida acuta, cum spina apicali (simplici, occipitali).

A. pedibus duobus liberis, non unitis.

AI. pedibus laevibus simplicibus. 241. **DIPODOSPYRIS***.

AII. pedibus spinarum serie obsitis. 242. **DORCADOSPYRIS***.

AIII. pedibus ramosis aut dichotomis. 243. **DENDROSPYRIS***.

B. pedibus duobus curvatis in annulum coalitis.

BI. pedibus laevibus simplicibus. 244. **GAMOSPYRIS***.

BII. pedib. spinarum serie obsitis. 245. **STEPHANOSPYRIS***.

2b. Tribus: **Brachiospyrida**.

Dyospyrida obtusa, sine spina capitali.

A. pedibus duobus simplicibus laevibus. 246. **DYOSPYRIS***.

B. pedibus duobus ramosis. 247. **BRACHIOSPYRIS***.

3. Subfamilia: **Tetraspyrida.**

Spyrida tetrapoda, pedibus basalibus liberis quatuor (duobus dorsalibus, duobus ventralibus), pede caudali perduto.

3a. Tribus: **Taurospyrida.**

Tetraspyrida acuta, cum spina apicali.

A. spina apicali simplici (occipitali), pedibus simplicibus.

248. TETRASPYRIS*.

B. spinis apicalibus tribus (media occipitali, duabus parietalibus).

BI. pedibus simplicibus.

249. GIRAFFOSPYRIS*.

BII. pedibus ramosis.

250. ELAPHOSPYRIS*.

C. spinis apicalibus duabus parietalibus (media occipitali perduto) pedibus simplicibus.

251. TAUROSPYRIS*.

3b. Tribus: **Therospyrida.**

Tetraspyrida obtusa, sine spina apicali.

A. pedibus quatuor simplicibus.

252. THEROSPYRIS*.

B. pedibus quatuor ramosis.

253. TESSAROSPYRIS*.

4. Subfamilia: **Pentaspnyrida.**

Spyrida pentapoda, pedibus basalibus liberis quinque (medio caudali, duobus posticis, duobus anticis).

4a. Tribus: **Aegospnyrida.**

Pentaspnyrida acuta, cum spina apicali (pedibus simplicibus).

A. spina apicali simplici (occipitali).

254. CLATHROSPYRIS*.

B. spinis apicalibus tribus (media occipitali, duabus parietalibus).

255. AEGOSPYRIS*.

C. spinis apicalibus quinque (media occipitali, duabus parietalibus, duabus temporalibus).

256. PENTASPYRIS*.

4b. Tribus: **Phormospnyrida.**

Pentaspnyrida obtusa, sine spina apicali (pedibus simplicibus).

257. PHORMOSPYRIS*.

5. Subfamilia: **Polyspyrida.**

Spyrida coronata vel polypoda, corona basali pedum liberorum multorum (sex aut plurium) ornata.

5a. Tribus: Petalospyrida.

Polyspyrida acuta (cum spina apicali).

- A. spina apicali simplici (occipitali).
 - AI. pedibus simplicibus laevibus. 258. PETALOSPYRIS.
 - AII. pedibus ramosis aut spinosis. 259. SEPALOSPYRIS*.
 - AIII. pedibus basi membrana clathrata junctis. 260. PATAGOSPYRIS*.
- B. spinis apicalibus tribus (media occipitali, duabus parietalibus).
 - BI. pedibus simplicibus. 261. ANTHOSPYRIS*.
 - BII. pedibus ramosis. 262. LIRIOSPYRIS*.
 - BIII. pedibus basi membrana clathrata junctis. 263. RHODOSPYRIS*.
- C. spinis apicalibus duabus parietalibus (media occipitali per-
dita) pedibus simplicibus. 264. CORYTHOSPYRIS*.
- D. spinis apicalibus multis (quatuor aut pluribus).
 - DI. pedibus simplicibus. 265. CERATOSPYRIS.
 - DII. pedibus ramosis.
 - IIa. ramis liberis. 266. LOPHOSPYRIS*.
 - IIb. ramis confluentibus. 267. POLYSPYRIS*.
- E. spinis apicalibus ramosis, ramis confluentibus cupolam cla-
thratam formantibus, pedibus multis simplicibus. 268. TIAROSPYRIS*.

5b. Tribus: Gorgospyrida.

Polyspyrida obtusa (sine spina apicali).

- A. pedibus simplicibus laevibus. 269. GORGOSPYRIS*.
- B. pedibus ramosis. 270. THAMNOSPYRIS*.
- C. pedibus basi membrana clathr. junctis. 271. DESMOSPYRIS*.

6. Subfamilia: Perispyrida.

Spyrida involuta, tam pedibus basalibus quam spinis apicalibus ramosis, ramis confluentibus testam clathratam formantibus, quae pedes et spinas ipsos involvit (pedibus liberis nullis).

6a. Tribus: Circospyrida.

Perispyrida triarticulata, articulo superiori cupolam formante, articulo medio anulum involvente, articulo inferiori canistrum basale formante.

- A. clathris testae continuis.
 - AI. clathris simplicibus (sine pallio externo). 272. TRICOLOSPYRIS*.

- A II. clathris duplicibus (pallio spongioso aut arachnoideo extra involuto. 273. PERISPYRIS*.
- B. clathris testae aperturis hiantibus interruptis, margine laterali solo continuis.
- BI. clathrorum arcadibus polychotom. 274. AMPHISPYRIS*.
- BII. clathrorum arcadibus dichotomis. 275. CIRCOSPYRIS*.

6b. Tribus. Paradictyida.

Perispyrida reniformia, testa applanata reniformi, incisura basali profunda, infra annulum medium.

- A. testae reniformis margine clathrato attenuato. 276. NEPHRODICTYUM*.
- B. testae reniformis margine clathrato inflato. 277. PARADICTYUM*.

7. Subfamilia: **Pleurospyrida.**

Spyrida apoda laevia, tam pedibus basalibus, quam spinis apicalibus carentia (omnibus processibus testae clathratae geminae reductis et perditis).

- testae superficie aspera. 278. PLEUROSPYRIS.
- testae superficie laevis. 279. DICTYOSPYRIS.

V. Familia: **Stephida.**

Monopylaria cricoidea, skeleto siliceo annuloso, aut annulum simplicem formante, aut pluribus annulis conjunctis composita quorum rami interdum coalescunt et vimentum laxum (sed non testam clathratam) formant; capsula centrali ab annulo circumdata. — (Annulus Stephidum primarius vel princeps planum sagittale corporis determinat et annulo mediano Spyridum homologus est; inde axis corporis principalis in plano annuli verticali situs est, superiori polo apicali, inferiori basali. Promorphe annuli et skeleti ab eo formati semper dipleura vel bilateralis. Annuli secundarii vel accessorii ambo latera (dextrum et sinistrum) testae dipleurae occupant. Area porosa capsulae centralis (quam annulus mediam amplectitur) polo annuli basali adjacet). — Formae cricoideae Stephidum diversae ab annulo siliceo simplici derivanda et Spyridum Familia ab ea Stephidum progenita esse videntur; sed re vera potius Spyrida a Cyrtidibus et Stephida a Spyridibus derivanda sunt,

metamorphosi skeleti silicei retrograda. Annulus Monostephi et Lithocirci simplex non principium, sed finis seriei Monopylarium a Plectidibus orientis.

1. Subfamilia: **Triostephida.**

Stephida triannularia, skeleto annulis tribus composito, qui in tribus planis invicem perpendicularibus jacent. (Annulo primario sagittali, planum corporis medianum occupante, verticali; annulo secundario laterali, planum corporis dextro-sinistrum occupante, verticali; annulo tertiariorum basali, planum oralem occupante, horizontali. Area porosa capsulae centralis in plano orali sita est.

1a. Tribus: **Eucoronida.**

Annulis sagittali et basali completo, laterali incompleto (Annuli primarii pars basalis lumen annuli tertiarii in duo luminella vel aperturas laterales, dextram et sinistram dividit).

A. annulis laevibus simplicibus. 280. EUCORONIS*.

B. annulis spinosis.

BI. spinis simplicibus. 281. ACROCORONIS*.

BII. spinis ramosis. 282. LITHOCORONIS*.

C. annulis spinosis ramosis, ramorum junctione vimentata laxa formantibus.

CI. annulo basali apode. 283. PLECTOCORONIS*.

CII. annulo basali pedato.

IIa. tripoda (pede medio caudali, duobus lateralibus).

284. TRIPOCORONIS*.

IIb. dipoda (pedibus duobus lateralibus).

285. DIPOCORONIS*.

IIc. tetrapoda (pedibus quatuor, duobus lateralibus, uno caudali, uno ventrali. 286. TETRACORONIS*.

II d. polypoda (pedibus 5 aut pluribus).

287. PODOCORONIS*.

1b. Tribus: **Acanthodesmida.**

Annulis sagittali et laterali incompleto, basali completo (Annuli primarii parte basali perduto lumen annuli tertiarii simplex restat).

A. annulis laevibus. 288. TRIOSTEPHUS*.

B. annulis spinosis.

BI. spinis simplicibus. 289. ACANTHODESMIA.

BII. spinis ramosis. 290. TRISTEPHANISCUS*.

1c. Tribus: **Trissocyclida.**

Annulis tribus completis, invicem bipartitis.

- A. annulis laevibus. 291. **TRISSOCYCLUS** *.
- B. annulis spinosis.
- BI. spinis simplicibus. 292. **TRISSOCIRCUS** *.
- BII. spinis ramosis. 293. **TRISSOCIRCUS** *.
- C. annulis spinosis ramosis, ramorum junctioe vimenta laxa formantibus. 294. **TRICYCLIDIUM** *.

2. Subfamilia: **Dyostephida.**

Stephida biannualaria, skeleto annulis duobus composito, qui in duobus planis invicem perpendicularibus jacent.

2a. Tribus: **Zygostephanida.**

ambobus annulis verticalibus (altero sagittali, altero laterali).

- A. annulis laevibus. 295. **ZYGOSTEPHUS** *.
- B. annulis spinosis.
- BI. spinis simplicibus. 296. **ZYGOSTEPHANUS**.
- BII. spinis ramosis. 297. **ZYGOSTEPHANISCUS** *.

2b. Tribus: **Dyostephanida.**

altero annulo (sagittali) verticali, altero (basali) horizontali.

- A. annul. laevibus. 298. **DYOSTEPHUS** *.
- B. annulis spinosis.
- BI. spinis simplicibus. 299. **DYOSTEPHANUS** *.
- BII. spinis ramosis. 300. **DYOSTEPHANISCUS** *.

3. Subfamilia: **Parastephida.**

Stephida biannularia, skeleto annulis duobus composito, qui in duobus planis parallelis jacent (annulis per bacillos parallelos conjunctis, qui cum annulis ambobus perpendicularum formant).

3a. Tribus: **Parastephanida.**

Lumine annulorum ambo parallelorum simplici (non clathrato).

- A. Ambobus annulis parallelis non nisi per duos bacillos oppositos parallelos conjunctis.
- AI. annulis laevibus. 301. **PARASTEPHUS** *.
- AII. annulis spinosis. 302. **PARASTEPHANUS** *.
- B. Ambobus annulis per tres bacillos aequidistantes conjunctis.
- BI. annulis laevibus. 303. **PRISMATIDIUM** *.
- BII. annulis spinosis. 304. **PRISMATIDIUM** *.

- C. Ambobus annulis per quatuor bacillos aequidistantes conjunctis.
 CI. annulis laevibus. 305. LITHOCUBUS*.
 CII. annulis spinosis.
 IIa. spinis simplicibus. 306. ACROCUBUS*.
 IIb. spinis ramosis. 307. MICROCUBUS*.
 D. Ambobus annulis per multos (quinque aut plures) bacillos parallelos conjunctis.
 DI. annulis laevibus. 308. PROTYMPANIUM*.
 DII. annulis spinosis.
 IIa. spinis simplicibus. 309. TYMPANIUM*.
 IIb. spinis ramosis. 310. EUTYMPANIUM*.
 3b. Tribus: Paratympanida.
 Lumine annulorum ambo parallelorum clathrato.
 clathris laevibus. 311. PARATYMPANIUM*.
 clathris spinosis. 312. LITHOTYMPANIUM*.

4. Subfamilia: **Monostephida**.

Stephida uniannularia, skeleto unum annulum simplicem (verticalem, sagittalem) formante.

- A. annuloso spinoso.
 AI. spinis simplicibus. 313. LITHOCIRCUS.
 AII. spinis ramosis.
 IIa. ramis liberis. 314. DENDROCIRCUS*.
 IIb. ramis comm. viment. form. 315. CLATHROCIRCUS*.
 IIc. ramis communicantibus sphaeram clathratam formantibus. 316. SPHAEROCIRCUS*.
 B. annulo laevi simplicissimo. 317. MONOSTEPHUS*.

II. Ordo: **Peripylaria**.

(*Peripylaria* vel *Peripylea*, HERTWIG, 1879.)

(*Spumellaria*, exclusis *Spyridinis*, EHRENBERG, 1875.)

Radiolaria monocyttaria, capsula centrali solitaria, polyaxonia, membrana capsulae ubique poris perforata, simplici; nucleo unico; skeleto siliceo reticulato testam clathratam aut spongiosam, ab origine sphaericam referente (Forma skeleti primaria globosa, secundaria aut discoidea, aut rhabdoidea, aut irregulari).

VI. Familia: **Sphaerida** (Sphaeroidea).

Peripylaria (vel Spumellaria) globosa, testa clathrata sphaerica aut polyedrico-endosphaerica, interdum pallio spongioso involuta; modo simplici, modo globis pluribus concentricis composito (nec discoidea, applanata, nec irregulari). Capsula centrali globosa, alias testam includente alias a testa inclusa, saepe multis appendicibus radiatis, per poros testae exeuntes.

1. Subfamilia: **Monosphaeria** (Monosphaerida).

Sphaerida simplicia, testa globosa clathrata unica.

1 a. Tribus: **Ethmosphaerida** (Monosphaeria anacantha).

Testa globosa simplici inermi (laevi aut aspera, sed non spinosa).

A. clathris regularibus (poris aequalibus).

AI. poris hexagonis.

318. PHORMOSPHAERA*.

AII. poris rotundis.

IIa. poris planis.

IIb. poris ethmoideis conicis.

b† conis centrifugis, apice extrorsum versis.

319. ETHMOSPHAERA.

b†† conis centripetis, apice introrsum versis.

320. CERIOSPHAERA*.

B. clathris irregularibus (poris inaequalibus).

BI. poris polygonis.

321. CYRTIDOSPHAERA.

BII. poris rotundis.

322. CENOSPHAERA.

(Die formenreiche Gruppe der Sphaeriden ist als die Stammgruppe der Peripylarien zu betrachten und beginnt mit den einfachen Monosphaerien. Unter den zusammengesetzten Sphaeriden (mit zwei oder mehreren concentrischen Gitterschalen) sind vielleicht genetische „Gitterkugeln“ und „Kieselnetze“ zu unterscheiden, wie HERTWIG 1879 versucht hat; praktisch ist diese Unterscheidung aber nicht anwendbar).

Conspetus 6 subfamiliarum et 30 tribuum Familiae Sphaeridium. C. T. = Tabulae Challenger - Rad.	Liosphaeria. sine aculeis, testa laevi aut aspera (spinis minimis). <i>anacantha.</i>	Stylosphaeria. aculeis duobus oppositis, in uno axi globi sitis. <i>dissacantha.</i>	Staurosphaeria. aculeis quatuor, cru- cem rectangularem formantib. (in plano aequatoriali sitis). <i>tetracantha.</i>	Cubosphaeria. aculeis sex (in tribus axibus invicem perpendi- cularibus sitis). <i>hexacantha.</i>	Astrosphaeria. aculeis multis, (octo aut pluribus), plerumque irregu- lariter dispersis. <i>polyacantha.</i>
Monosphaeria globo uno.	Ethmosphaerida C. T. 12.	Xiphostylida C. T. 13, 14.	Staurostylida C. T. 21.	Hexastylida C. T. 21.	Heliosphaerida C. T. 26, 27.
Dyosphaeria globis duobus.	Carposphaerida C. T. 20.	Sphaerostylida C. T. 16.	Stauroloenchida C. T. 22.	Hexalenchida C. T. 22.	Diplosphaerida. C. T. 28.
Triosphaeria globis tribus.	Thecosphaerida C. T. 15.	Amphistylida C. T. 17.	Staurocontida C. T. 21.	Hexacontida C. T. 24.	Lychnosphaerida C. T. 11, 29.
Tetrasphaeria globis quatuor.	Cromyosphaerida C. T. 30.	Cromyostylida C. T. 15.	Staurocromyida C. T. 23.	Hexacromyida C. T. 24.	Cromyomida C. T. 30.
Polysphaeria globis multis.	Caryosphaerida C. T. 18.	Caryostylida C. T. 15.	Staurocaryida. C. T. 23.	Hexacaryida C. T. 22.	Arachnosphaerida C. T. 29.
Spongosphaeria globis spongiosis.	Plegmosphaerida C. T. 19.	Spongostylida C. T. 17.	Staurodorida. C. T. 22.	Hexadorida C. T. 25.	Rhizosphaerida C. T. 30.

1b. Tribus: Xiphostylida.

Monosphaeria dissacantha (aculeis duobus oppositis, in uno axi sitis).

A. aculeis liberis, non annulo conjunctis.

AI. ambobus aculeis aequalibus, forma et magnitudine paribus. 323. *XIPHOSPHAERA* *.

AII. ambob. aculeis inaequal., forma aut magnitudine diversis.

IIa. ambobus aculeis simplicibus. 324. *XIPHOSTYLUS* *.

IIb. altero aculeo simplici, altero spinarum fasciculo basali circumdato. 325. *LITHOMESPILUS* *.

B. aculeis apice annulo siliceo conjunctis.

BI. annulo laevi. 326. *SATURNALIS* *.

BII. annulo spinoso. 327. *SATURNALIUM* *.

1c. Tribus: Staurostylida.

Monosphaeria tetracantha (aculeis quatuor ad formam crucis rectangularis dispositis).

A. omnes 4 aculei eadem magnitud. 328. *STAUROSPHAERA* *.

B. aculei 4 diversa magnitudine.

aculei axis longitudinalis aequales longiores aculeis transversis (aequalibus). 329. *STAUROSTYLUS* *.

aculei longitudinales inaequales, uno longior aculeis transversis (aequalibus). 330. *STYLOSTAURUS* *.

1d. Tribus: Hexastylida.

Monosphaeria hexacantha (aculeis sex, in tribus axibus invicem perpendicularibus sitis).

A. sine spinis adventiciis. 331. *HEXASTYLUS* *.

B. cum multis spinis adventiciis. 332. *HEXASTYLIDIUM* *.

1e. Tribus: Heliosphaerida.

Monosphaeria polyacantha (aculeis multis — octo vel pluribus —, plerumque sine ordine dispersis).

A. aculeis simplicibus.

AI. poris sphaerae regularibus.

Ia. poris hexagonis. 333. *HELIOSPHAERA*.

Ib. poris rotundis. 334. *RHAPHIDOCOCCUS*.

AII. poris irregularibus.

IIa. poris polygonis. 335. *RHAPHIDOSPHAERA* *.

IIb. poris rotundis. 336. *ACANTHOSPHAERA*.

B. aculeis ramosis.

BI. aculeis trichotomis. 337. *CLADOCOCCUS*.

BII. aculeis dichotomis. 338. *ELAPHOCOCCUS* *.

C. aculeis basi inflatis, clathratis.

C I. aculeis basi conica.

339. CONOSPHAERA *.

C II. aculeis basi pyramidali.

340. OROSPHAERA *.

2. Subfamilia: **Dyosphaeria** (Disphaerida).

Sphaerida duplicia, testa duobus globis clathratis concentricis composita, per radios unitis.

2a. Tribus: Carposphaerida.

Dyosphaeria inermia, anacantha (testae globosae superficie externa laevi aut aspera, sed non spinosa).

A. clathris regularibus (poris aequalibus).

A I. poris externis hexagonis.

341. MELITTOSPHAERA *.

A II. poris externis rotundis.

342. CERASOSPHAERA *.

B. clathris irregularibus (poris inaequalibus rotundis).

B I. poris externis polygonis.

343. PRUNOSPHAERA *.

B II. poris externis rotundis.

344. CARPOSPHAERA *.

2b. Tribus: Sphaerostylida.

Dyosphaeria dissacantha (aculeis duobus oppositis, in uno axi sitis).

A. aculeis liberis, non annulo conjunctis.

A I. ambobus aculeis aequalibus.

345. STYLOSPHAERA.

A II. ambobus aculeis inaequalibus.

346. SPHAEROSTYLUS *.

B. aculeis apice annulo siliceo laevi conjunct. 347. SATURNULUS *.

2c. Tribus: Staurolonchida.

Dyosphaeria tetracantha (aculeis quatuor ad formam crucis rectangularis dispositis).

A. aculeis simplicibus.

348. STAUROLONCHE *.

B. aculeis ramosis.

349. STAURANCISTRA *.

C. aculeis spongiosis.

350. ASTROMMA.

2d. Tribus: Hexalonchida.

Dyosphaeria hexacantha (aculeis sex in tribus axibus invicem perpendicularibus sitis).

A. testa sine spinis adventiciis.

351. HEXALONCHE *.

B. testa cum spinis adventiciis.

B. I. sex aculeis simplicibus.

352. HEXALONCHIDIUM *.

B. II. sex aculeis trifariis.

353. HEXANCISTRA *.

B. III. sex aculeis verticillatis.

354. HEXAPITYS *.

2e. Tribus: Diplosphaerida.

Dyosphaeria polyacantha (aculeis multis — octo aut pluribus —, plerumque sine ordine dispersis).

- A. aculeis simplicibus.
 - AI. omnibus aculeis aequalibus. 355. HALIOMMA.
 - AII. spinis accessoriis inter aculeos. 356. HELIOSOMA*.
- B. aculeis ramosis aut verticillatis.
 - BI. spinis adventiciis simplicibus. 357. DIPLOSPHAERA.
 - BII. spinis adventiciis ramosis. 358. DRYMOSPHAERA*.

3. Subfamilia: **Triosphaeria** (Trisphaerida).

Sphaerida triplicia, testa tribus globis clathratis concentricis composita, per radios unitis.

3a. Tribus: **Thecosphaerida**.

Triosphaeria anacantha, testae globosae superficie externa laevi aut aspera, sed non spinosa.

- A. clathris regularibus (poris aequalibus).
 - AI. poris externis hexagonis. 359. RHODOSPHAERA*.
 - AII. poris externis rotundis. 360. SETHOSPHAERA*.
- B. clathris irregularibus (poris inaequalibus). 361. THECOSPHAERA*.

3b. Tribus: **Amphistylida**.

Triosphaeria dissacantha (aculeis duobus oppositis, in uno axis sitis).

- A. aculeis ambobus aequalibus. 362. AMPHISPHAERA*.
- B. aculeis ambobus diversis. 363. AMPHISTYLUS*.

3c. Tribus: **Stauracontida**.

Triosphaeria tetracantha (aculeis quatuor ad formam crucis rectangularis dispositis).

- aculeis 4 simplicibus aequalibus. 364. STAURACONTIUM*.

3d. Tribus: **Hexacontida**.

Triosphaeria hexacantha (aculeis sex in tribus axibus invicem perpendicularibus sitis).

- A. sine spinis adventiciis. 365. HEXACONTIUM*.
- B. cum spinis adventiciis.
 - BI. sex aculeis simplicibus. 366. HEXADRYMIUM*.
 - BII. sex aculeis verticillatis. 367. HEXADENDRUM*.

3e. Tribus: **Lychnosphaerida**.

Triosphaeria polyacantha (aculeis multis, octo aut pluribus) plerumque sine ordine dispersis).

A. aculeis simplicibus.

A I. omnibus aculeis aequalibus. 368. ACTINOMMA.

A II. spinis accessoriis inter aculeos. 369. ECHINOMMA*.

B. aculeis ramosis aut verticillatis.

B I. tribus globis nonnisi per radios communicantibus.
370. PITYOMMA*.

B II. tribus globis non solum per radios sed etiam per ramulos ramorum communicantibus.

371. LYCHNOSPHAERA*.

4. Subfamilia: **Tetrasphaeria** (Tetrasphaerida).

Sphaerida quadruplicia, testa quatuor globis clathratis concentricis composita, per radios unitis.

4a. Tribus: **Cromyosphaerida**.

Tetrasphaeria anacantha (testae globosae superficie externa laevi aut aspera, sed non spinosa).

A. poris externis regularibus hexagonis. 372. CROMYOSPHAERA*.

B. poris externis irregularibus. 373. CROMYOSPHAERIUM*.

- 4b. Tribus: **Cromyostylida**.

Tetrasphaeria dissacantha (aculeis duobus oppositis, in uno axis sitis).

A. aculeis ambobus aequalibus. 374. STYLOCROMYUM*.

B. aculeis ambobus diversis. 375. CROMYOSTYLUS*.

4c. Tribus: **Staurocromyida**.

Tetrasphaeria tetracantha (aculeis quatuor ad formam crucis rectangularis dispositis).

A. aculeis simplicibus. 376. STAUROCROMYUM*.

B. aculeis verticillatis. 377. CROMYOSTAURUS*.

4d. Tribus: **Hexacromyida**.

Tetrasphaeria hexacantha (aculeis sex in tribus axibus invicem perpendicularibus sitis).

A. testa laevi, sine spinis adventiciis. 378. HEXACROMYUM*.

B. spinosa, cum spinis adventiciis. 379. HEXACROMYDIUM*.

4e. Tribus: **Cromyommida**.

Tetrasphaeria polyacantha (aculeis multis — octo aut pluribus —, plerumque sine ordine dispersis).

A. aculeis simplicibus.

A I. omnibus aculeis aequalibus. 380. CROMYOMMA.

A II. spinis accessoriis inter aculeos. 381. CROMYECHINUS*.

B. aculeis ramosis.

382. CROMYODRYMUS*.

5. Subfamilia: **Polysphaeria**.

Sphaerida multiplicia, testa globis clathratis concentricis quinque
aut pluribus composita, per radios unitis.

5a. Tribus: **Caryosphaerida**.

Polysphaeria anacantha (testae globosae superficie externa laevi
aut aspera, sed non spinosa).

poris externis irregularibus. 383. CARYOSPHERA*.

5b. Caryostylida.

Polysphaeria dissacantha (aculeis duobus oppositis, in uno axi sitis),

A. aculeis ambobus aequalibus.

A I. aculeis laevibus. 384. CARYOXIPHUS*.

A II. aculeis spinosis sive verticillatis. 385. CARYOSTYLUS*.

A III. aculeis spinosis versus apicem spongiosis.

386. CARYODORAS*.

B. aculeis ambobus inaequalibus (laev.). 387. CARYOLONCHE*.

5c. Tribus: **Staurocaryida**.

Polysphaeria tetracantha (aculeis quatuor ad formam crucis rec-
tangularis dispositis).

testae superficie laevi. 388. CARYOSTAURUS*.

testae superficie spinis ramosis arm. 389. STAUROCARYUM*.

5d. Tribus: **Hexacaryida**.

Polysphaeria hexacantha (aculeis sex in tribus axibus invicem
perpendicularibus sitis).

aculeis spinosis. 390. HEXACARYUM*.

5e. Tribus: **Arachnosphaerida**.

Polysphaeria polyacantha (aculeis multis — octo aut pluribus —
plerumque sine ordine dispersis).

A. globis concentricis non nisi per radios communicantibus.

391. ARACHNOSPHERA.

B. globis concentricis non solum per radios sed etiam per ra-
mulos radiorum communicantibus. 392. ARACHNOPEGMA*.

6. Subfamilia: **Spongosphaeria**.

Sphaerida spongiosa, testa silicea globosa, aut tota spongiaeformi, aut cortice externa telam spongiosam formante, ramulis siliceis innumeris sine ordine perplexis. Testae siliceae globosae clathratae internae (vel „testae medullares“) in centro globi spongiosi modo desunt modo adsunt.

6a. Tribus: **Plegmosphaerida**.

Spongosphaeria anacantha, testae globosae spongiosae superficie externa laevi aut aspera, sed non aculeata.

A. testis medullaribus (testis globosis clathratis centralibus) in centro globi spongiosi aut una aut pluribus.

A I. testa medullari simplici. 393. SPONGOPLEGMA*.

A II. testa medullari duplici. 394. DICTYOPLEGMA.

A III. testa medullari triplici. 395. SPONGODICTYUM.

B. globo spongioso sine testis medullaribus.

BI. globo cavo centrali. 396. PLEGMOSPHAERA*.

BII. globo solido. 397. STYPTOSPHAERA*.

6b. Tribus: **Spongostylida**.

Spongosphaeria dissacantha (aculeis duobus oppositis aequalibus, in uno axo sitis).

A. testa medullari simplici. 398. SPONGOSTYLUS*.

B. testa medullari duplici. 399. SPONGOSTYLUM*.

C. sine testa medullari. 400. SPONGOLONCHE*.

6c. Tribus: **Staurodorida**.

Spongosphaeria tetracantha (aculeis quatuor aequalibus ad formam crucis rectangularis dispositis).

sine testa medullari. 401. STAURODORAS*.

6d. Tribus: **Hexadorida**.

Spongosphaeria hexacantha (aculeis sex in tribus axibus invicem perpendicularibus sitis).

A. testa medullari simplici. 402. HEXADORAS*.

B. testa medullari duplici. 403. HEXADORIUM*.

C. testa medullari triplici. 404. HEXADORIDIUM*.

6e. Tribus: **Rhizosphaerida**.

Spongosphaeria polyacantha (aculeis multis — octo aut pluribus — plerumque sine ordine dispersis).

- A. testis medullaribus una vel pluribus.
 - AI. cortice spongioso per liberum intervallum (radios continens) a testis medullaribus separato.
 - A. testa medullari simplici. 405. RHIZOPLEGMA*.
 - B. testa med. duplici. 406. RHIZOSPHAERA.
 - AII. cortice spongioso testas medullares sine intervallo involvente.
 - A. testa med. simplici. 407. SPONGOPILA*.
 - B. testa med. duplici. 408. SPONGOSPHAERA.
 - C. testa med. triplici. 409. SPONGOSPHAERIUM*.
- B. sine testa medullari.
 - A. aculeis simplicibus. 410. SPONGECHINUS*.
 - B. aculeis arborescentibus. 411. SPONGODRYMUS*.

VII. Familia: **Discida.**

(Discida vel Discoidea, HKL., 1862.)

Peripylaria (vel Spumellaria) discoidea, testa clathrata disciformi aut lentiformi biconvexa, interdum pallio spongioso involuta. (A. Sphaeridium familia Discida derivanda sunt compressione testae globosae vel sphaeroideae primordialis, cujus axis reductus est.) Trium axium invicem perpendicularium, qui in Sphaeridibus plurimis perspicui sunt, unus in Discidibus decurtatus est. In centro Discidum semper sphaera parva clathrata manet, pars skeleti primaria, in cujus plano aequatoriali vimenta silicea secundaria accrescunt. Capsula centralis formam skeleti discoideam imitat, quo circumdatur.

(Die Ableitung der Disciden von Litheliden, welche HERTWIG 1879 (auf zu geringes Material gestützt) versucht hat, halte ich für irrthümlich und bleibe bei der Ableitung von Sphaeriden, welche ich 1862 gegeben habe).

1. Subfamilia: **Phacodiscida.**

Discida testa clathrata biconvexi lentiformi aut discoidea, simplici, in cujus centro testa medullaris (— testa clathrata globosa parva centralis —) simplex aut duplex inclusa est. Nec annuli camerati nec tela spongiosa in peripheria lentis. Saepe aculei, in plano aequatoriali siti, e margine testae lentiformis exeunt.

1 a. Tribus: Sethodiscida.

Phacodiscida laevia aut aspera, sine aculeis marginalibus.

A. testa medullari simplici.

A I. testa lentiformi sine zona. 412. SETHODISCUS*.

A II. testa zona aequatoriali (cingulo laminam siliceam im-
perforatam referente). 413. PERIPHAENA.

B. testa medullari duplici.

B I. testa lentiformi sine zona. 414. PHACODISCUS*.

B II. testa zona aequatoriali. 415. PERIZONA*.

1 b. Tribus: Heliodiscida.

Phacodiscida aculeata, cum aculeis marginalibus in plano lentis
aequatoriali sitis.

A. aculeis duobus oppositis, in uno axi sitis.

A I. testa medullari simplici.

I a. sine zona spinarum. 416. SETHOSTYLUS*.

I b. cum zona spinarum. 417. HELIOSTYLUS*.

A II. testa medullari duplici (sine zona spinarum).

418. PHACOSTYLUS*.

B. aculeis tribus aequidistantibus (testa medullari simplici, sine
zona spinarum). 419. TRIACTIS*.

C. aculeis quatuor, ad formam crucis rectangularis dispositis.

C I. testa med. simplici.

I a. sine zona spinarum. 420. SETHOSTAURUS*.

I b. cum zona spinarum. 421. HELIOSTAURUS*.

C II. testa med. duplici.

II a. sine zona spinarum. 422. PHACOSTAURUS*.

II b. cum zona spinarum. 423. ASTROSTAURUS*.

D. aculeis multis marginalibus (quinque aut pluribus, plerumque
sine ordine in zona aequatoriali radiantibus).

D I. testa med. simplici.

I a. aculeis omnibus simplicibus.

a † testae superficie laevi. 424. HELIOSESTRUM*.

a † † testae superficie spinosa. 425. HELIODISCUS.

I b. aculeis omnibus aut partim ramosis.

b † testae superficie laevi. 426. HELIOCLADUS*.

b † † testae superf. spinosa. 427. HELIODRYMUS*.

D II. testa med. duplici (aculeis omnibus simplicibus).

II a. testae superficie laevi. 428. ASTROSESTRUM*.

II b. testae superficie spinosa. 429. ASTROPHACUS*.

2. Subfamilia: *Coccodiscida*.

Discida testa clathrata biconvexi lentiformi aut discoidea, in cujus centro testa medullaris (— testa clathrata globosa parva centralis —) simplex aut duplex inclusa est. Peripheriam lentis zona annulorum camerarum occupat, annulis concentricis per radios numerosos in cameras regulares divisus. Saepe aculei radiosi aut brachia camerata in plano aequatoriali sita e margine testae lentiformis exeunt.

2a. Tribus: *Lithocyclida*.

Coccodiscida inermia vel anacantha, sine aculeis marginalibus et sine brachiis cameratis.

A. testa medullari simplici 430. *LITHOCYCLIA*.

B. testa medullari duplici. 431. *COCCODISCUS*.

2b. Tribus: *Staurocyclida*.

Coccodiscida aculeata, aculeis marginalibus in plano aequatoriali sitis et e margine lentis radiantibus (sed sine brachiis cameratis).

A. aculeis duobus oppositis, in uno axi sitis.

A I. testa med. simplici. 432. *STYLOCYCLIA*.

A II. testa med. duplici. 433. *AMPHICYCLIA* *.

B. aculeis tribus aequidistantibus

testa medullari simplici. 434. *TRIPOCYCLIA* *.

C. aculeis quatuor, ad formam crucis rectangularis dispositis.

A I. testa med. simplici. 435. *STAUROCYCLIA* *.

A II. testa med. duplici. 436. *COCCOSTAURUS* *.

D. aculeis multis marginalibus (quinque aut pluribus, plerumque sine ordine radiantibus).

A I. testa med. simplici. 437. *ASTROCYCLIA* *.

A II. testa med. duplici. 438. *COCCOCYCLIA* *.

2c. Tribus: *Astracturida*.

Coccodiscida brachiata, brachiis cameratis in plano aequatoriali sitis et e margine lentis radiantibus (saepe aculeis brachiorum terminalibus, saepe brachiis patagio (vel vimento camerato) conjunctis).

A. brachiis duobus oppositis.

A I. brachiis liberis. 439. *DIPLACTURA* *.

A II. brachiis patagio junctis. 440. *AMPHACTURA* *.

- B. brachiis tribus.
 BI. brachiis liberis. 441. TRIGONACTURA*.
 BII. brachiis patagio junctis. 442. HYMENACTURA*.
 C. brachiis quatuor, crucem rectangularem formantibus.
 CI. brachiis liberis. 443. ATRACTURA*.
 CII. brachiis patagio junctis. 444. STAURACTURA*.
 D. brachiis quinque (liberis). 445. PENTACTURA*.
 E. brachiis sex (liberis). 446. HEXACTURA*.

3. Subfamilia: Porodiscida.

Discida testa clathrata discoidea aut lentiformi biconvexa, in cuius centro locum testae medullaris camera minima clathrata occupat, inclusa annulis concentricis (aut spiralibus), qui per radios interruptos in cameras minimas irregulares dividuntur. Ambas superficies disci lamina cribrosa silicea occupat. Saepe aculei radiosi aut brachia camerata e margine testae exeunt.

3a. Tribus: Trematodiscida.

Porodiscida inermia vel anacantha, sine aculeis marginalibus et sine brachiis cameratis.

A. testa disciformi simplici sine ostio marginali coronato.

AI. disco sine zona porosa aut spongiosa.

447. PORODISCUS*.

Ia. annulis omnibus concentric. 448. TREMATODISCUS.

Ib. annulis intra concentricis, extra spiralibus.

449. PERISPIRA*.

Ic. annulis intra spiralibus, extra concentricis.

450. CENTROSPIRA*.

Id. annulis omnibus spiralibus. 451. DISCOSPIRA.

Ie. annulis irregularibus et interruptis.

452. ATACTODISCUS*.

AII. disco zona lata porosa (cingulo laminam aequatorialem porosam formante). 453. PERICHLAMYDIUM.

AIII. disco zona spongiosa. 454. PERISPONGIDIUM*.

B. testa disciformi simplici, marginis ostio spinis coronato (Cyr-
 tidum apertorum ostio coronato simillimo) — an Mono-
 pylaria?? 455. OMMATODISCUS.

3b. Tribus: Stylodictyida.

Porodiscida aculeata, aculeis marginalibus in plano aequatoriali sitis et e margine disci radiantibus (sed sine brachiis cameratis).

- A. aculeis duobus oppositis. 456. XIPHODICTYA*.
- B. aculeis tribus aequidistantibus. 457. TRIPODICTYA*.
- C. aculeis quatuor ad formam crucis rectangularis dispositis. 458. STAURODICTYA*.
- D. aculeis multis marginalibus (quinque aut pluribus plerumque sine ordine radiantibus).
 - DI. disco sine zona porosa aut spong. 459. STYLODICTYA.
 - DII. disco zona lata spongiosa. 460. STYLOCHLAMYDIUM*.
 - DIII. disco zona spongiosa. 461. STYLOSPONGIDIUM*.

3c. Tribus: Euchitonida.

Porodiscida brachiata, brachiis cameratis in plano aequatoriali sitis et e margine disci radiantibus (saepe aculeis brachiorum terminalibus, saepe brachiis patagio vel vimento camerato conjunctis).

- A. brachiis duobus oppositis.
 - AI. brachiis simplicibus.
 - Ia. sine patagio. 462. AMPHIBRACHIUM*.
 - Ib. cum patagio. 463. AMPHYMENIUM*.
 - AII. brachiis dichotomis aut ramosis.
 - IIa. sine patagio. 464. AMPHIRHOPALUM*.
 - IIb. cum patagio. 465. AMPHICRASPEDUM*.
- B. brachiis tribus.
 - BI. brachiis simplicibus.
 - Ia. sine patagio. 466. RHOPALASTRUM.
 - Ib. patagio basali. 467. HYMENIASTRUM.
 - Ic. patagio totali. 468. EUCHITONIA.
 - BII. brachiis dichotomis aut ramosis.
 - IIa. sine patagio. 469. DICTYASTRUM.
 - IIb. cum patagio. 470. CHITONASTRUM*.
- C. brachiis quatuor, ad formam crucis rectangularis dispositis.
 - CI. brachiis simplicibus.
 - Ia. sine patagio. 471. HAGIASTRUM*.
 - Ib. patagio basali. 472. HISTIASTRUM.
 - Ic. patagio totali. 473. TESSERASTRUM*.
 - Id. patagio apicali. 474. STEPHANASTRUM.
 - CII. brachiis dichotomis aut ramosis (sine patagio).
 - IIa. cruce rectangulari. 475. DICRANASTRUM*.
 - IIb. cruce irregulari. 476. CERATASTRUM*.
 - IIc. cruce quadricorni. 477. MYELASTRUM*.
 - IIId. cruce ramis trichotomis. 478. TRICRANASTRUM*.

- D. brachiis quinque.
 DI. sine patagio. 479. PENTALASTRUM*.
 DII. cum patagio. 480. PENTINASTRUM*.
 E. brachiis sex.
 EI. sine patagio. 481. HEXALASTRUM*.
 EII. cum patagio. 482. HEXINASTRUM*.

4. Subfamilia: Spongodiscida.

Discida testa spongiosa discoidea aut lentiformi biconvexa, ramulis innumerosis siliceis vimentum densum aut laxum formantibus (sine annulis concentricis Coccodiscidum et Porodiscidum, sine laminis cribrosis regularibus superficiei. Saepe testa medullaris simplex aut duplex in centro disci; saepe aculei aut brachia spongiosa e margine disci radiantes).

4a. Tribus: Spongophacida.

Spongodiscida inermia, sine aculeis marginalibus et sine brachiis spongiosis.

- A. disci tela spongiosa homogenea. 483. SPONGODISCUS.
 B. disci tela spongiosa heterogenea (substantia medullari densa, a corticali laxa distincta). 484. SPONGOPHACUS*.

4b. Tribus: Spongotrochida.

Spongodiscida aculeata (sed non brachiata) cum aculeis marginalibus in plano disci sitis.

- A. aculeis duobus oppositis. 485. SPONGOLONCHE*.
 B. aculeis tribus aequidistantibus. 486. SPONGOTRIPUS*.
 C. aculeis quatuor ad crucis form. disp. 487. SPONGOSTAURUS*.
 D. aculeis multis (quinque aut pluribus).
 DI. aculeis in margine disci solo. 488. STYLOTROCHUS.
 DII. aculeis e superficie utraque disci radiantibus.
 489. SPONGOTROCHUS.

4c. Tribus: Spongobrachida.

Spongodiscida brachiata, brachiis spongiosis in plano disci sitis et e margine radiantibus, saepe patagio spongioso (tela reticulata laxiori) involutis.

- A. brachiis duobus oppositis.
 AI. sine patagio. 490. SPONGURUS.
 AII. cum patagio. 491. SPONGOBRACHIUM*.
 B. brachiis tribus.
 BI. sine patagio. 492. RHOPALODICTYUM.
 BII. cum patagio. 493. DICTYOCORYNE.

C. brachiis quatuor, crucem formantibus.

CI. sine patagio.

494. SPONGASTERISCUS.

CII. cum patagio.

495. SPONGASTER.

VIII. Familia: **Zygartida.**

Peripylaria (vel Spumellaria) gemina, testa clathrata gemina oblonga, strictura aequatoriali annuliformi in duo dimidia hemielliptica divisa; plerumque testa medullari (— testa globosa parva centrali —) simplici aut duplici praedita, quae radiis cum strictura testae conjuncta est. Saepe in axi longitudinali vel principali (— cujus poli ambo aequales sunt —) testa prolongatur aut in duas spinas oppositas aut in duos tubulos porosos, aut in duo brachia camerata. Capsula centrali gemina, strictura aequatoriali constricta, a testa inclusa. Zygartidum Familia a Sphaeridibus dissacanthis (Stylosphaera etc.) derivanda est, quorum testa in directione axis principalis (in quo ambo aculei oppositi jacent) prolongatur et medio constringitur.

1. Subfamilia: **Artiscida.**

Zygartida simplicia, sine testa medullari. Testa clathrata simplici ellipsoide, medio constricta.

A. sine processibus axis principalis.

AI. testa laevi.

496. ARTISCUS*.

AII. testa spinosa.

497. ARTIDIUM*.

B. cum processibus axis principalis.

BI. duobus aculeis solidis oppositis. 498. STYLARTUS*.

BII. duobus tubulis porosis oppositis. 499. CANNARTUS*.

2. Subfamilia: **Cyphinida.**

Zygartida testa medullari simplici aut duplici praedita, quae radiis cum strictura testae ellipsoidis clathratae aequatoriali conjuncta est.

A. sine processibus axis principalis.

AI. testa laevi.

500. OMMATOSPYRIS.

AII. testa spinosa.

501. DIDYMOCYRTIS.

AIII. testa pallio spongioso involuta. 502. DIDYMOPHORMIS*.

B. cum processibus axis principalis.

BI. duobus aculeis solidis oppositis. 503. CYPHINUS*.

BII. duobus tubulis porosis oppositis. 504. PANARIUM*.

BIII. duobus brachiis cameratis oppositis.

III a. testa laevi. 505. OMMATOCAMPE.

III b. testa spinosa. 506. OMMATARTUS*.

III c. testa pallio spongioso involuta.

c† pallio simplici laevi. 507. OMMATOGRAMMA.

c†† pallio duplici spinoso. 508. ZYGARTUS*.

IX. Familia: **Pylonida.**

Peripylaria (vel Spumellaria) pylophora vel portaria, testa clathrata subsphaerica oblonga, fissuris magnis vel portis clathrorum insigni, plerumque testa medullari (— testa centrali parva —) elliptica, quae radiis cum pontibus clathratis (inter fissuras) conjuncta est. Promorpha geometrica „allostaura octopleura“, formam crystallorum systematis rhombici (vel Octaedrum rhombicum) aequat, tribus axibus (invicem perpendicularibus) inaequalibus homopolis; pontes clathratae inter fissuras plerumque polis axium correspondent. Pylonida a Sphaeridibus derivanda per crescentiam inaequalem testae clathratae in tribus axibus. Capsula centralis ellipsoides vel lobata.

1. Subfamilia: **Pylocapsida.**

Pylonida simplicia, sine testa medullari. Testa clathrata simplici elliptica, fissuris magnis symmetricis insigni.

A. fissuris duabus oppositis in polis axis longitudinalis.

509. PYLOSPHAERA.

B. fissuris quatuor cruciatis

(duobus in polis axis longitudinalis,

duobus in polis axis transversalis). 510. PYLOCAPSA*.

2. Subfamilia: **Pylophormida.**

Pylonida testa medullari simplici aut duplici praedita, quae radiis cum pontibus clathratis (inter fissuras testae ellipticae complanatae magnas sitis) conjuncta est.

A. fissuris duabus oppositis (in polis axis longitudinalis).

AI. testa bifida simplici. 511. AMPHIPYLE*.

AII. testa bifida duplici. 512. AMPHIPYLONIUM*.

- B. fissuris tribus aequidistantibus.
 testa trifida simplici. 513. TRIOPYLE*.
- C. fissuris quatuor symmetricis lateralibus.
 CI. testa quadrifida simplici. 514. TETRAPYLE.
 CII. testa quadrifida duplici. 515. TETRAPHYLONUM*.
 CIII. testa quadrif. pallio spong. 516. TETRASPONGONIUM*.
- D. fissuris sex symmetricis.
 DI. testa sexfida simplici. 517. HEXAPYLE*.
 DII. testa sexfida pallio spongioso. 518. HEXASPONGONIUM*.
- E. fissuris octo symmetricis.
 testa octofida simplici. 519. OCTOPYLE*.
- F. fissuris multis (decem vel pluribus).
 testa multifida simplici. 520. PYLONIUM*.

X. Familia: **Lithelida.**

Peripylaria (vel Spumellaria) agglomerata, plerumque subsphaerica irregularia, aut testa clathrata unica spiraliter involuta aut testis pluribus conglomeratis. Promorpha geometrica plerumque irregularis. In centro testae clathratae semper testa medullaris globosa subsphaerica aut elliptica jacet, circum quam aut clathri irregulares aut ambitus spiralis continuus clathratus aut glomus camerarum accrescunt.

1. Subfamilia: **Phorticida.**

Lithelida subglobosa: testa clathrata irregulari, nec spirali, nec glomerata.

- A. testa laevi. 521. PHORTICIUM*.
 B. testa spinosa. 522. ECHINOSPHAERA.
 C. testa pallio spongioso involuta. 523. SPONGOPHORTIS*.

2. Subfamilia: **Soreumida.**

Lithelida conglomerata: testis clathratis pluribus, sine certo ordine circum testam medullarem centralem accretis.

- A. testa laevi. 524. SOREUMA*.
 B. testa spinosa. 525. SOREUMIDIUM*.

3. Subfamilia: **Spireuma.**

Lithelida spiralia; testa clathrata subglobosa spiraliter involuta.

- A. testa laevi. 526. SPIREUMA*.
 B. testa spinosa.
 BI. aculeis simplicibus. 527. LITHELIUS.
 BII. aculeis ramosis. 528. DRYMOSPIRA*.

III. Ordo: **Acantharia.**

Acanthometrae, JOHANNES MÜLLER, 1868.

Acanthometrida, *Diploconida* et *Dorataspida*, HKL., 1862.

Panacantha, HKL., 1878.

Acanthometreae, HERTWIG, 1879.

Radiolaria monocyttaria, capsula centrali solitaria, polyaxonia (ab origine sphaerica); membrana capsulae simplici, ubique poris perforata; nucleis cellulae pluribus; skeleto acanthinico (raro siliceo) spiculis aut aculeis pluribus in uno puncto radiate conjunctis ab origine composito, interdum testam clathratam formante.

XI. Familia: **Acanthonida.**

Acantharia skeleto spiculoso, e viginti aculeis acanthiniceis (ad legem Johannis Mülleri in quinque zonas parallelas quadrispinas dispositis), in centro conjunctis composito; aculeis simplicibus, ramosis aut clathratis, sed testam clathratam perfectam non componentibus.

1. Subfamilia: **Acanthometrida.**

Acanthonida aculeis viginti aequalibus.

1a. Tribus: **Astrolonchida.**

Aculeis separatis, in centro corporis invicem innisis et contiguis, sed non coalitis.

A. aculeis simplicibus, sine processibus transversis.

AI. acul. acuform. simplicissimis. 529. ACANTHOMETRA.

AII. aculeis bifidis vel furcatis. 530. ZYGACANTHIA.

AIII. aculeis trifidis vel trilobis. 531. LITHOPHYLLIUM.

AIV. aculeis quadrif. vel quadrifoliis. 532. ACANTHONIA*.

B. aculeis processibus transversis duobus oppositis.

BI. processibus simplicibus. 533. ASTROLONCHE*.

BII. processibus ramosis. 534. PHRACTACANTHA*.

BIII. processibus clathratis. 535. DORATACANTHA*.

C. aculeis processibus transversis quatuor cruciatis.

CI. processibus simplicibus. 536. XIPHACANTHA.

CII. processibus ramosis. 537. STAURACANTHA*.

BIII. processibus clathratis. 538. PHATNACANTHA*.

1b. Tribus: *Astrolithida*.

Aculeis omnibus coalitis, in centro corporis confusis (simplicibus).

539. *ASTROLITHIUM*.

1c. Tribus: *Acanthochiasmoda*.

Aculeis oppositis binis coalitis (inde skeleto decem aculeis aequalibus composito, in centro cruciatis). 540. *ACANTHOCHIASMA*.

2. Subfamilia: *Acanthostaurida*.

Acanthonida aculeis aequatorialibus quatuor forma aut magnitudine a ceteris sedecim diversis.

2a. Tribus: *Staurolonchida*.

Aculeis separatis, in centro corporis invicem innisis et contiguis, sed non coalitis.

A. *aculeis sine processib. transversis.* 541. *ACANTHOSTAURUS*.

B. *aculeis processibus transversis duobus oppositis.*

BI. *processibus simplicibus.* 542. *STAUOPTERA* *.

BII. *processibus ramosis.* 543. *XIPHOPTERA* *.

BIII. *processibus clathratis.* 544. *LITHOPTERA*.

C. *aculeis processibus transversis quatuor cruciatis.*

CI. *processibus simplicibus.* 545. *STAUROLONCHE* *.

CII. *processibus ramosis.* 546. *STAUROBELONE* *.

CIII. *processibus clathratis.* 547. *STAURODORAS* *.

2b. Tribus: *Staurolithida*.

Aculeis omnibus coalitis, in centro corporis confusis (simplicibus).

548. *STAUROLITHIUM* *.

3. Subfamilia: *Acantholonchida*.

Acanthonida aculeis aequatorialibus duobus oppositis forma aut magnitudine a ceteris octodecim diversis.

3a. Tribus: *Amphilonchida*.

Aculeis separatis, in centro corporis invicem innisis et contiguis, sed non coalitis (simplicibus).

A. *aculeis aequat. ambobus aequalibus.* 549. *AMPHILONCHE*.

B. *aculeis aequat. amb. inaequalibus.* 550. *ACANTHOLONCHE* *.

3b. Tribus: *Amphilithida*.

Aculeis omnibus coalitis, in centro corporis confusis (simplicibus).

A. *aculeis aequat. ambobus aequalibus.* 551. *AMPHILITHIUM* *.

B. *aculeis aequat. ambob. inaequalibus.* 552. *AMPHIBELONE* *.

XII. Familia: **Diploconida.**

Acantharia skeleto amphiconico, testam acanthinica solidam (nec clathratam nec porosam) forma coni duplicis referente. Forma peculiaris ab *Amphilithio* derivanda, cujus aculei octo tropici foliacei in duos conos oppositos coaliti sunt; (axem communem amborum conorum aculeus maximus occupat coalitione duorum aculeorum aequatorialium oppositorum ortus. Aculeorum ceterorum decem (duorum aequatorialium et octo polarium) rudimenta parva restant.

Genus unicum caractere familiae: 553. DIPLOCONUS.

XIII. Familia: **Dorataspida.**

(*Dorataspida*, HKL., 1862).

(*Acanthophractida*, HERTWIG, 1879).

Acantharia skeleto sphaeroidali, testam clathratam sphaericam, subsphaericam aut ellipticam, simplicem aut duplicem referente; testa componitur ramis communicantibus processuum transversorum viginti aculeorum, qui in centro globi conjuncti et apicibus terminalibus in quinque zonas parallelas quadrispinas (ad legem Johannis Mülleri) dispositi sunt.

1. Subfamilia: **Phractaspida.**

Dorataspida testa clathrata globosa aut elliptica simplici.

1a. Tribus: **Stauraspida.**

processibus transversis aculeorum (testam formantibus) dichotomis aut ramosis, sed non clathratis (ramis cujusque aculei inter se non coalitis) testa sphaerica.

A. aculeorum processibus transversis duobus oppositis.

AI. sine spinis testae accessoriis. 554. PHRACTASPIS*.

AII. multis spinis testae accessoriis. 555. PLEURASPIS*.

B. aculeorum processibus transversis quatuor cruciatis.

BI. sine spinis testae accessoriis. 556. STAURASPIS*.

BII. multis spinis testae accessoriis. 557. ECHINASPIS*.

1b. Tribus: **Lychnaspida.**

processibus transversis aculeorum (testam formantibus) clathratis (ramis processuum cujusque aculei coalitis et scutum perforatum referentibus).

- A. aculeorum processibus transversis duobus oppositis (inde 20 scutis centro biforis).
- AI. testa laevi, sine spinis accessoriis.
- Ia. testa sphaerica. 558. DORATASPIS.
- Ib. testa elliptica. 559. THORACASPIS*.
- AII. testa (sphaerica) laevi (sine spin. acc.), sed viginti pluteis insigni aculeorum processibus transversis secundariis (extra testam) form. 560. OROPHASPIS*.
- AIII. testa aspera, multis spinis accessoriis.
- IIa. spinis accessoriis simplicibus liberis.
- a† testa sphaerica. 561. ACONTASPIS*.
- a†† testa elliptica. 562. BELONASPIS*.
- IIb. spinis accessoriis foliaceis, in viginti tubulos coronatos confusis, vaginalum instar basin aculeorum circumdantes.
- b† testa sphaerica. 563. CERIASPIS*.
- b†† testa elliptica. 564. COLEASPIS*.
- B. aculeorum processibus transversis quatuor cruciatis (inde 20 scutis centro quadriforis).
- AI. testa laevi, sine spinis accessoriis.
- Ia. testa sphaerica. 565. TESSARASPIS*.
- Ib. testa polyedrica (20 angulis). 566. ICOSASPIS*.
- Ic. testa elliptica. 567. PHATNASPIS*.
- AII. testa sphaerica laevi (sine spinis accessoriis), sed viginti pluteis insigni, aculeorum processibus transvers. secund. (extra testam) form. 568. STEGASPIS*.
- AIII. testa aspera (sphaerica), multis spinis accessoriis. 569. LYCHNASPIS*.

2. Subfamilia: *Phractopelmida*.

Dorataspidata testa clathrata globosa aut elliptica duplici concentrica (clathris internis primariis, externis secundariis).

2a. Tribus: *Stauropelmida*.

processibus transversis aculeorum (testam formantibus) dichotomis aut ramosis, sed non clathratis (ramis cujusque aculei inter se non coalitis). — Testa sphaerica duplici laevi, sine spinis accessoriis).

A. aculeorum proc. transv. duob. oppos. 570. PHRACTOPELMA*.

B. aculeorum process. transv. quat. cruc. 571. STAUROPELMA*.

2b. Tribus: **Dorypelmida.**

processibus transversis aculeorum (testam formantibus) clathratis (ramis processuum cujusque aculei coalitis et scutum perforatum referentibus). — (Testa sphaerica duplici laevi, sine spinis accessoriis).

A. aculeorum proc. transv. duobus oppos. 572. DORYPELMA*.

B. acul. proc. tr. quatuor cruciatis. 573. TESSAROPELMA*.

XIV. Familia: **Sphaerocapsida.**

Acantharia skeleto sphaerico, testam acanthinica porosam simplicem formante, quae apices terminales viginti aculeorum radialium, in centro conjunctorum et ad JOHANNES MUELLERI legem dispositorum conjungit. Forma peculiaris ab Astrolithio simplici derivanda, cujus 20 aculei apice (in superficie involucri gelatinosi) membrana acanthinica globosa conjuncti sunt.

Genus unicum caractere familiae: 574. SPHAEROCAPSA*.

XV. Familia: **Litholophida.**

Acantharia irregularia, skeleto e multis aculeis acanthiniceis, sine certo numero et ordine ex uno puncto radiantibus composito.

A. aculeorum fasciculo conico, aculeis simplicibus multis intra globi quadrantem radiantibus. 575. LITHOLOPHUS.

B. aculeorum fasciculo sphaerico, aculeis simplicibus multis ubique radiantibus. 576. ASTROLOPHUS*.

IV. Ordo: **Collodaria**

(= *Thalassicollaea*, = *Collida*, = *Pancolla*).

Radiolaria monozoa, capsula centrali unica, ubique poris perforata, membrana capsulae simplici, nucleo unico, sine skeleto aut cum skeleto multis spiculis siliceis solidis separatis composito.

XVI. Familia: **Thalassocollida** (HKL. 1862).

Collodaria mollia, sine skeleto.

A. Capsula centrali sine pallio alveolorum.

A I. nucleo globoso simplici. 577. THALASSOLAMPE.

A II. nucleo ramoso. 578. THALASSOPILA*.

B. Capsula centrali in pallium alveolorum inclusa.

BI. nucleo globoso laevi. 579. THALASSOCOLLA.

BII. nucleo ramoso vel papilloso. 580. THALASSOPHYSA*.

XVII. Familia: **Thalassosphaerida** (HKL. 1862).

Collodaria spiculifera, skeleto multis spiculis siliceis solidis, capsulam centralem circumdantibus composito.

A. Capsula centrali sine conis internis centripetalibus.

AI. spiculis simplicibus. 581. THALASSOSPHAERA.

AII. spiculis ramosis. 582. THALASSOXANTHIUM*.

B. Capsula centrali cum conis internis centripetalibus, spiculis simplicibus. 583. PHYSEMATIUM.

V. Ordo: **Phoeodaria.**

(*Pansolenia*, HKL., 1878).

(*Tripylea*, HERTWIG, 1879.)

Radiolaria monocyttaria, capsula centrali solitaria, membrana capsulari duplici insigni; areis porosis membranae pluribus (una principali ad polum axis principalis oralem, et una vel pluribus areis accessoriis); nucleo cellulae unico; pigmento extracapsulari phaeo; skeleto siliceo extracapsulari polymorpho, plurumque tubulis siliceis cavis insigni.

Conspectus familiarum et generum hujus ordinis (aut classis separatae?) jam datus est in: „Sitzungsberichte der Jen. Gesellsch. für Medic. und Naturw. 1879“ (12. December).

XVIII. Familia: **Phaeocystida.**

1. Subfamilia: **Phaeodinida.** Genera: 584. PHAEODINA.
585. PHAEOCOLLA.

2. Subfamilia: **Cannorhaphida.** Genera: 586. CANNORHAPHIS.
587. THALASSOPLANCTA. 588. DICTYOCHA.

3. Subfamilia: **Aulacanthida.** Genera: 589. AULACANTHA.
590. AULANCORA. 591. AULOGRAPHIUM.

XIX. Familia: **Phaeogromida.**

1. Subfamilia: **Challengerida.** Genera: 592. CHALLENGERIA.
593. TUSCARORA. 594. GAZELLETTA. 595. PORCUPINIA. 596. ENTOCANNULA. 597. LITHOGROMIA.

2. Subfamilia: **Castanellida**. Genera: 598. CASTANELLA. 599. CASTANIDIUM. 600. CASTANISSA. 601. CASTANOPSIS. 602. CASTANURA.
3. Subfamilia: **Circoporida**. Genera: 603. CIRCOPORUS. 604. CIRCOSPETHIS. 605. CIRCOSTEPHANUS. 606. POROSTEPHANUS. 607. POROSPETHIS.

XX. Familia: **Phaeosphaerida**.

1. Subfamilia: **Aulosphaerida**. Genera: 608. AULOSPHAERA. 609. AULODICTYUM. 610. AULOPLEGMA.
2. Subfamilia: **Cannosphaerida**. Genera: 611. CANNACANTHA. 612. CANNOSPHAERA. 613. COELACANTHA.

XXI. Familia: **Phaeoconchida**.

1. Subfamilia: **Concharida**. Genera: 614. CONCHARIUM. 615. CONCHOPSIS. 616. CONCHIDIUM. 617. CONCHOCERAS.
2. Subfamilia: **Coelodendrida**. Genera: 618. COELODENDRUM. 619. COELOTHAMNUS. 620. COELODRYMUS. 621. COELOTHAUMA.

VI. Ordo: **Symbelaria**.

(*Collosphaerida*, HKL., 1862.)

Radiolaria polycyttaria, capsulis centralibus pluribus in coenobium consociatis, colla alveolata connexis; membrana capsularum simplicis, ubique poris perforata; nucleis cujusque cellulae pluribus. Skeleto testas siliceas clathratas subglobosas (simplices aut duplices) circa singulas capsulas formante.

XXII. Familia: **Collosphaerida**.

1. Subfamilia: **Acrosphaerida**.

Symbelaria testis clathratis simplicibus subglobosis irregularibus.

- A. testae laevi, sine spinis et tubulis. 622. COLLOSPHAERA.
- B. testa spinosa, spinis basi clathratis. 623. ACROSPHAERA*.
- C. testa bacillis radiosus centripetis, ab interna testae facie introrsum prodeuntibus. 624. TRIBONOSPHAERA*.
- D. testa tubulosa, pororum parte in tubulos clathratos producta. 625. SIPHONOSPHAERA.

2. Subfamilia: **Clathrosphaerida.**

Symbelaria testis clathratis subglobosis duplicibus concentricis (externo et interno globo per rad. unitis).

A. testae externae superficie laevi. 626. **CLATHROSPHAERA** *.

B. testae externae superficie spinosa. 627. **XANTHIOSPHAERA** *.

VII. Ordo: **Syncollaria.**

(*Sphaerozoida*, HkL., 1862.)

Radiolaria polycyttaria, capsulis centralibus pluribus in coenobium consociatis, colla alveolata connexis; membrana capsularum simplici, ubique poris perforata; nucleis cujusque cellulae pluribus. Skeleto aut deficiente aut spiculis siliceis solidis separatis multis, capsulas centrales extra circumdantibus composito.

XXIII. Familia: **Sphaerozoida.**

Syncollaria spiculosa, skeleto siliceo spiculis multis separatis solidis, capsulas centrales extra circumdantibus composito.

A. spiculis omnibus simplicibus (nec ramosis nec compositis).

628. **RHAPHIDOZOOM.**

B. spiculis (omnibus aut parte) compositis aut ramosis.

629. **SPHAEROZOOM.**

XXIV. Familia: **Collozoida.**

Syncollaria mollia, sine skeleto.

Genus familiae unicum:

630. **COLLOZOOM.**

Der Organismus der Hydroidpolypen.

Von

Dr. Otto Hamann,

Assistent am zoologischen Institut in Jena.

Hierzu Tafel XX—XXV.

Einleitung.

Die folgenden Untersuchungen wurden im Herbst 1880 in Helgoland begonnen. An conservirtem Material wurden dann die Studien an *Tubularia coronata* fortgesetzt. Durch andere Arbeiten beschäftigt, setzte ich dieselben aus bis zum Sommer 1881, wo dieselben von neuem begonnen wurden. Ein Winteraufenthalt von 5 Monaten an der zoologischen Station in Neapel liess die Arbeit bis zum Schlusse fñhren.

Ursprünglich sollte die Entstehung der Geschlechtsstoffe mit erforscht werden, doch da dieselben bereits von Prof. Weismann in vergleichender Weise bei den Coelenteraten untersucht wird, so wurde dieser Teil bei Seite gelassen und nur von einer *Halicium*-art die Entstehung geschildert.

Die Histologie der Hydroidpolypen war bisher noch nicht vergleichend dargestellt worden. Ueber die meisten Arten fehlten bisher überhaupt Angaben. In Folge dessen ist auch ein natürliches System der Polypen noch nicht vorhanden.

Im Folgenden soll zunächst eine Zusammenstellung der allgemeineren Resultate folgen, und zum Schluss die Histologie einiger Arten gegeben werden.

Kurzer Ueberblick der die Histologie behandelnden Abhandlungen.

Alle bis zum Jare 1870 erschienenen Arbeiten über Hydroidpolypen sind in dem grossen Werke von Allman¹⁾ zusammengestellt worden. Dieselben enthalten wenig oder nichts, was auf

¹⁾ Allman, A monograph of the Gymnoblæstic or Tubularian Hydroids, London 1871.

den feineren Bau der Hydroidpolypen Bezug hätte und haben wir uns deshalb auf die neueren Arbeiten zu beschränken.

Der ersten Arbeit, welche zur richtigen Erkenntnis des feineren Baues der Polypen beitrug, von Fr. E. Schultze¹⁾, folgte die Monographie Kleinenbergs²⁾ über Hydra.

Ersterer Forscher unterschied zuerst die 3 Schichten, welche den Körper zusammensetzen, das Exoderm mit der Muskelschicht, die Stützlamelle und das Entoderm.

In einer 1873 erschienenen Arbeit weist dann derselbe Forscher³⁾ auch bei Syncoryne das Vorhandensein der vier genannten Gewebelemente nach.

Weiter ist dann eine Abhandlung von C. Grobben⁴⁾ zu nennen, welche sich mit dem feineren Bau von Podocoryne beschäftigt. In dieser Arbeit weist der Verfasser das Vorkommen von Taeniolen im Entoderm mit Entschiedenheit zurück. Wie wir aber sehen werden, finden sich dieselben dennoch vor.

Dieser Arbeit folgte 1879 eine Abhandlung von Ciamician⁵⁾, welche sich betitelt: „Ueber den ferneren Bau und die Entwicklung von Tubularia Mesembryanthemum.“ Trotz des Titels findet sich jedoch nur die Histologie der Tentakel dargestellt. Die Angaben dieses Forschers können wir mit gutem Gewissen als in allen Teilen falsch erklären. Das Vorkommen von Ringmuskelfasern, die merkwürdige Zellschicht, die von den Fortsätzen der Nesselkapselzellen gebildet werden soll, habe ich nirgends gefunden. Gegen seine Darstellung der Entwicklung sind bereits Zweifel von Balfour⁶⁾ erhoben worden. Die ganze Darstellung ist ein Conglomerat von Fehlern. Die epibolische Gastrula, deren Bildung uns sogar durch Abbildungen erläutert wird, existirt gar nicht!

Was die übrigen Angaben betrifft, so ist bereits von anderer Seite die von ihm gegebene Entstehung der Eier in den Gonophoren bei Eudendrium widerlegt worden. Auch diese Bildung erläutert er durch Abbildungen! Ueber Tubularia hatte auch

¹⁾ Fr. E. Schultze, Ueber den Bau und Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. 1871. Leipzig.

²⁾ Kleinenberg, Hydra. 1872.

³⁾ Fr. E. Schultze, Ueber den Bau von Syncoryne Sarsii. 1873. Leipzig.

⁴⁾ C. Grobben, Podocoryne carnea, Sitzungsberichte der Academie d. Wissenschaften zu Wien 1875.

⁵⁾ Ciamician, Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 32.

⁶⁾ Balfour, Handbuch der Embryologie, p. 148. Jena, 1880.

v. Koch¹⁾ einige Notizen gegeben. Die Histologie von *Cladocoryne floccosa* behandelte Du Plessis²⁾ und die von *Campanularia Fraipont*³⁾.

In neuester Zeit ist von Weismann⁴⁾ auf den feineren Bau von *Eudendrium* bezügliches in einer Arbeit, welche über bisher noch nicht gekannte Organe handelt, veröffentlicht worden; desgleichen hat derselbe Forscher in kurzen Mitteilungen über die Entstehung der Geschlechtsstoffe auch Einiges über den feineren Bau bezügliches zugefügt.

Die genannten Arbeiten bieten uns nur die Histologie insoweit dar, als dieselbe one Schnitte anzufertigen, zu erkennen ist. Mit Ausnahme von Koch, welcher einige Schnitte durch *Tubularia* abbildet, ist die Schnittmethode nicht angewendet worden.

Da auch die Polypen der Siphonophoren untersucht wurden, so sind hier die Arbeiten von Claus⁵⁾ zu nennen, in welchen das Vorkommen von Längswülsten bei *Halistemma* festgestellt wurde, und die vorläufige Mitteilung von Chun⁶⁾, welcher über das Vorkommen von Ganglienzellen und Nerven berichtet. Die übrigen hier nicht genannten Arbeiten über Polypen werden in den Anmerkungen citirt werden.

Methoden zur Untersuchung.

Da es jetzt allgemein Mode geworden ist, den Arbeiten eine Beschreibung der angewendeten Untersuchungsmethoden beizugeben, so soll auch hier dieser Sitte gefolgt werden.

Um die Hydroidpolypen untersuchen zu können, ist lebendes Material unerlässlich. Ueber die Bewimperung zum Beispiel der Entodermzellen ist man nur am lebenden Tiere im Stande zu berichten.

Daneben ist jedoch die Untersuchung an Schnittserien unerlässlich. Ebenso sind die Macerationsmethoden von grossem Werte.

Zum Töten der Tiere empfiehlt sich Kleinenbergs Pikrinschwe-

¹⁾ v. Koch, Jen. Zeitschr. 7. Jargg. Mitteilungen über Coelenteraten.

²⁾ Du Plessis, Sur le *Cladocoryne floccosa*, Neapler Mitteilungen, Bd. 2.

³⁾ Fraipont, *Campanul. angulata*. Arch. zool. expér. Tom. 8.

⁴⁾ Weismann, Zur Entstehg. d. Geschlechtsstoffe, Zoolog. Anzeiger. — Weismann, Ueber eigentümliche Organe bei *Eudendrium racemosum*. Neapler Mitteilungen. 1881.

⁵⁾ C. Claus, Ueber *Halistemma tergestinum*, 1878. Wien.

⁶⁾ Chun, Zoolog. Anzeiger, 1880.

felsäure in unverdünntem Zustande am meisten. Daneben kann auch die Tötung durch Sublimat bewirkt werden, doch hat dieses den Nachteil, dass die Zellgrenzen des Entoderms verwischt erscheinen.

Die Einbettung geschah mit der neuen Methode in Chloroform und Paraffin¹⁾. Die Schnitte wurden mit einer Schellacklösung fest auf den Objektträger befestigt. Von Caldwell ist die an selbiger Stelle angegebene Methode vereinfacht worden und zwar auf folgende Weise. Man stellt sich eine Lösung von Schellack (womöglich des weissen in Stangen vorkommenden) in Kreosot her, indem man durch Erwärmen das Schellack löst. Die Lösung braucht keineswegs concentrirt zu sein. Man hat hierbei vor dem Zutritt von Feuchtigkeit, wie Wasserdämpfen, das Kreosot in Acht zu nehmen. Mit dieser Lösung, die man vor dem Gebrauch filtriren kann, bestreicht man mittels eines Pinsels ganz dünn den Objektträger. Die Schnitte werden nun auf den mit der Lösung bestrichenen Objektträger gebracht und das Kreosot durch Verdampfen auf einem 50° Cels. besitzenden Wasserbad beseitigt. Durch Riechen an dem Objektträger überzeugt man sich, ob das Kreosot vollkommen verdampft ist. Man spült nun mit Terpenöl das Paraffin ab und verfärt weiter in der bekannten Weise. Zum Färben wurde das Grenachersche Alkohol-Boraxcarmin und das Ranviersche Pikrocarmin verwendet.

Die Isolationspräparate wurden auf folgende Weise gewonnen. Man fertigt Schnitte an, die nicht allzufein zu sein brauchen, bringt dieselben in Alkohol zurück, wenn man zum Schneiden in Paraffin eingebettet hatte und isolirt nun die Zellen durch klopfen auf das Deckgläschen.

Will man die Zellen der Polypen in demselben Zustande erhalten haben, in welchem sie im Momente der Fixirung sind, so ist ein rasches Uebergiessen mit heissem Sublimat zu empfehlen. —

Dieses sind im Grossen und Ganzen die angewendeten Methoden. —

Die Terminologie der Hydroidpolypen.

Die Terminologie erfreut sich bei dieser Abteilung einer ungeheuren Ausdehnung. Durch Hincks²⁾ und Allman³⁾ ist

¹⁾ siehe Zoolog. Anzeiger, Nr. 92. 1881. Zur Schneidetechnik von Giesbrecht.

²⁾ Hincks, A History of the British Hydroid Zoophytes. London 1868.

³⁾ Allman, A monograph of the Gymnoblatic Hydroids. London 1871/72.

eine feste Bezeichnung eingeführt worden. Wir werden in den meisten Bezeichnungen diesen Forschern folgen, one aber die verschiedenen unnötigen Namen alle zu gebrauchen.

Wir scheiden die verschiedenen Personen der Hydroidpolypen in drei Abteilungen. Zur ersten gehören die Närpolypen oder Trophopolypen, zur zweiten die Geschlechtspolypen oder Gonopolypen und zur dritten die Wehrpolypen oder Machopolypen. Unter letztere Kategorie gehören die sogenannten Spiralzoids.

Die Gonopolypen sind rückgebildete, nur noch zur Aufnahme der Geschlechtsstoffe dienende Polypen. Die Geschlechtskapseln selbst nennen wir Gonophoren und unterscheiden, um der Nomenclatur aus dem Wege zu gehen, in der sich nichtssagende Worte, wie „Sporosac“, finden:

- 1) polypoide Gonophoren,
- 2) medusoide Gonophoren.

Die ersteren sind stets von einer Chitinhülle umgeben, den letzteren fehlt dieselbe.

Die ersteren sind rückgebildete Polypenkörper, die letzteren hingegen nicht zur Ablösung gekommene Medusen.

Die Skelettröhre wird als Polyparium bezeichnet. Sobald man aber nur das Skelett der einzelnen Person meint, spricht man von der Hydrotheka oder dem Calyx. Es ist der Calyx also die becherförmige Erweiterung, welche dem Körper zum Schutze dient. Das Skelett hingegen, der die einzelnen Tiere verbindende Weichkörper, wird als Perisack bezeichnet, und die von ihm umschlossenen Weichteile als Coenosack.

Die von Allman gegebenen detaillirten Bezeichnungen für die Teile des Gonophors, wie Gonoblastidium, Spadix u. s. w. erwähnen wir unten, wenn wir sie anwenden.

Erster Teil.

I. Kapitel.

Zur Tectologie.

Von den vier Hauptstufen der Individualitäten, wie sie von E. Haeckel aufgestellt wurden, der Plastide, dem Idorgan, der Person und dem Stock treten uns bei den Hydroidpolypen die letzten zwei entgegen.

Die meisten dieser Tiere bilden Stöcke und nur wenige Formen bleiben als solitäre Personen bestehen, wie die Süsswasserform Hydra. Jede Person besitzt ihren eigenen Mund und Magen. Um den Mund stehen die Tentakel meist strahlenförmig in einem Kreise angeordnet. Bei vielen Arten sind diese Organe noch nicht auf einen Kreis um den Mund beschränkt, sondern stehen an dem ganzen Körper verteilt (z. B. *Corydendrium*, *Syncoryne*). Ausser diesen schlechthin als Oraltentakeln zu bezeichnenden Tentakeln tritt bei einigen Arten ein zweiter Tentakelkranz an der Basis des Körpers auf (z. B. *Tubularia*).

Wir unterscheiden nur eine constante Axe, die Längsaxe (*axon principalis*). Ihr einer Pol ist der Mund- oder Oralpol, während der andere, der Gegenpol, als Fuss- oder Aboralpol bezeichnet wird. Mit dem Aboralpol heften sich die Tiere fest.

Die Stöcke (*cormi*) werden durch Personen gebildet, welche gleichfalls einaxig ungliedert sind. Sie entstehen auf zweifache Weise.

Bei der einen Gruppe entstehen die Stöcke dadurch, dass an einer Person neue Personen durch Sprossung entstehen. Diese kommen nicht zur Ablösung von der Mutterperson, wie es zum Beispiel noch der Fall ist bei Hydra, sondern bleiben im Zusammenhang mit derselben, sodass auch ihr Magen mit dem der ersten in Communication bleibt. Erfolgt die Sprossung nach bestimmten Gesetzen, so entstehen die regelmässigen Stöcke (z. B. *Plumularien*).

Bei der zweiten Gruppe treibt der den Stock erzeugende Polyp an seiner Basis einen Wurzelstock, und es entspringen die einzelnen Personen von diesem als Rhizom zu bezeichnenden Gebilde gesondert. Auch hier bleiben dieselben in Communication.

Steht bei der ersten Gruppe der Stock senkrecht zur Anheftungsfläche, so kriecht er bei der zweiten auf derselben und die Personen erheben sich senkrecht von dem kriechenden Stock, der oben als Rhizom bezeichnet wurde. —

Haben wir oben als Person jedes Individuum angesprochen, welches eine centrale Höle, die Magenöhle und eine Oeffnung, die Mundöffnung besass, so gilt dies nur für die Grundperson der Polypen. Die weiter unten näher zu besprechende Arbeitsteilung lehrt uns den Begriff der Person zu erweitern. Wir haben rückgebildete Polypenpersonen vor uns, welche Mund und oft auch die Magenöhle eingebüsst haben. Zu ersteren gehören die sogenannten Spiralzoids bei der *Podocoryne*-Gattung und die polypoiden

Gonophoren, während zu letzterer die als Nematophoren bezeichneten Bildungen gehören.

Während wir an den Hydroid-Polypen im Allgemeinen nur eine Axe, die Längsaxe unterscheiden können und die Organe noch nicht in bestimmten Radien angelegt sind, wie dies bei den Korallenpolypen und weiter bei den Medusen der Fall ist, so giebt es doch eine Art und vielleicht mehrere, nur ist es bei den anderen noch nicht erkannt worden, bei welcher sich die Tentakel in bestimmten Radien anlegen! Diese neue im Golf von Neapel gefundene Art, welche zu der Gattung *Podocoryne* gehört, haben wir unten näher beschrieben und als *Podocoryne Haeckeli* bezeichnet.

Wir unterscheiden an derselben die durch das überall kenntliche Mundkreuz gebildeten vier Radien erster Ordnung, die Perradien. In diesen vier Perradien legen sich die vier primären Tentakel an (vergl. die Abbildungen auf Tafel XXIV). Dieselben sind stets durch ihre auffallende Grösse kenntlich. In den zwischen den Perradien liegenden vier Interradien entstehen die 4 nächstfolgenden Tentakel. Sie bleiben stets an Wachstum hinter den perradialen Tentakeln zurück. Die folgenden Tentakeln — es entstehen nur noch zwei — entstehen in den zwischen letzteren Radien gelegenen Adradien. Man trifft nur Personen mit acht oder zehn Tentakeln an, während die jungen Polypen deren nur vier besitzen.

Es ist also die gesetzmässige Anlage der Organe nicht erst bei den Medusen entstanden, sondern sie ist bereits bei den Hydroidpolypen vorhanden, wie eben gezeigt wurde.

Die Grundform

des Hydroidpolyp ist ein Cylinder, dessen Meridianebene ein Rechteck ist. Auf der einen Kreisfläche sitzt ein Kegel auf, dessen Endfläche mit der des Cylinders zusammenfällt. Die durch die Spitze des Kegels und durch das Centrum der gegenüberliegenden Endfläche gehende Axe ist die Längsaxe. In der Spitze des Kegels ist der Mund gelegen, während der Kegel selbst den vorstülpbaren Mundkegel (Hypostom) vorstellt. Die Endfläche des Cylinders bildet die Fussfläche der Polypen. An der Basis des Kegels inseriren die Tentakeln, welche gleichfalls von cylindrischer Gestalt sind.

Die Wandung des Cylinders besteht aus den zwei Keimblättern, dem Exo- und Entoderm. Letzteres hat eine oft als Mesoderm bezeichnete Stützlamelle ausgeschieden, während das Exoderm eine Chitinhülle in Form eines den Polypen umgebenden Cylinders gebildet hat.

Da die Tentakeln Ausstülpungen der Magenöhle sind, so müssen sich auch dieselben Schichten auf ihnen vorfinden.

Die Gewebe des Entoderms.

Sämmtliche im Folgenden zu besprechenden Gewebeformen sind entstanden oder gebildet von dem Entoderm der Gastrula, welche uns bei allen Hydroiden begegnet und bald als Planula, bald als Actinula benannt wird.

Beginnen wir unsere Schilderung mit der histologischen Betrachtung des Entoderms der Actinulae.

Nachdem sich bei dem Genus Tubularia die Gastrula gebildet hat (die Beschreibung siehe unten), also der Embryo aus den zwei primären Keimblättern besteht, treten zuerst zwei Ausstülpungen auf, die zwei primären Tentakeln. Ihnen folgen zugleich die übrigen in unbestimmter Anzahl nach. Zugleich mit der Anlage der Tentakeln bricht der Mund hervor. Sehen wir uns nun einen solchen Embryo näher an, so treten uns im Entoderm bereits folgende zwei Bildungen entgegen. Die Magenöhle wird von flimmernden Zellen ausgekleidet; die Tentakel hingegen zeigen in ihrer Axe ein eigenes Gewebe, das wir als

I. Das entodermale Bindegewebe

bezeichnen wollen. Diese Zellen der Tentakelaxen gehen nicht unmittelbar in die Zellen des Entoderms über, sondern bilden einen Ringwulst in der Mitte des Körpers (siehe die Abbildungen). Zwischen diesen Bindesubstanzzellen und den ernährenden Entodermzellen kommt eine Stützlamelle zur Ausscheidung.

Die Zellen dieser Bindesubstanz liegen in der Tentakelaxe wie die Geldstücke in einer Geldrolle oder die Zellen im Chordagewebe. Dieses Verhalten ist bei allen Hydroidpolypen, welche solide Tentakeln besitzen, dasselbe. Auch bei den Tentakelaxen der jungen Actinulae ist dies der Fall.

Beim erwachsenen Tier hingegen liegen dieselben regellos angeordnet, wie sie auch im Ringwulst vorkommen. Wie wir die

Entstehung dieser Zellen uns zu denken haben, wird im dritten Teile gezeigt werden.

Was nun den Bau dieser Zellen anlangt, so besitzen sie eine feste Membran, in deren Innerem eine wasserhelle Flüssigkeit sich findet. Das Protoplasma umgiebt den Kern und suspendirt ihn im Centrum der Zelle an Fäden. Der Beleg des Protoplasma ist äusserst dünn und oft kaum erkennbar. Während bei den Zellen der Tentakelaxe der Kern stets in der Mitte sich befindet, liegt er bei den Zellen der Tentakeln der Tubularien, sowie in den Zellen der Wülste der Zellwandung an. Das Protoplasma ist hier kaum nachzuweisen und scheint es wie geschwunden zu sein. Die Form der Zellen ist eine blasige, kuglige, während sie bei einseitiger Lage die Form von Geldstücken annehmen.

Je nach dem Zustande der Contraction der Tentakel besitzen die Zellen ein grosses oder kleines Lumen. Wir erwähnen, dass in diesen Zellen häufig Ablagerungen von farbigen Concrementen vorkommen, so vorzüglich in den Tentakelspitzen von *Pennaria Cavolinii*. Ebenso bei den Spiralzoids von *Podocoryne Haeckeli*, wo sie in der Mitte der Zellen dieser Gebilde liegen.

Sehen wir uns nach dem Vorkommen dieser Bindegewebszellen bei den übrigen Coelenteraten um, so finden wir sie bei den Medusen wieder, wo sie gleichfalls die Axe der soliden Tentakeln bilden. Nirgends treten sie aber in Form eines so mächtig entwickelten Gewebes auf, wie es bei der Gattung *Tubularia* der Fall ist (vergl. die Querschnitte Fig. 4, 5, 7 auf Tafel XXIII).

Wenn wir dieses Gewebe der Bindesubstanz zuzählen, so folgen wir dem Vorgange von Haeckel¹⁾ und Köllicker²⁾.

II. Die Flimmerzellen.

Sämmtliche Holräume des Hydroidenkörpers werden von dem inneren Keimblatte ausgekleidet. Die Magenöhle und der Trichtermund und ebenso die Tentakeln, falls dieselben hol sind, werden von stets flimmernden Zellen, deren Form bald cylinderförmig, bald abgeplattet sein kann, ausgekleidet. Wie schon Kleinenberg hervorhebt, wechselt ihre Gestalt je nach den Contractionen des Thieres. Das Flimmerhar — jeder Zelle kommt nur eins zu — findet sich überall. Diese Zellen sind also als Geisselzellen zu

¹⁾ E. Haeckel, Die Geryoniden. Jen. Zeitschrift Bd. II.

²⁾ A. Köllicker, Icones histologicae. Leipzig, 1865.

benennen im Gegensatz zu jenen Zellen, welche zwei oder mehrere Wimpern tragen und von E. Haeckel den ersteren als Wimperzellen gegenübergestellt werden.

Die Geisselzellen sind Plasmaschläuche, deren Holraum mit einer wasserhellen Flüssigkeit angefüllt ist. Der Kern nebst seinem überall sich findenden Kernkörperchen liegt im Plasma eingebettet. An dem nach dem Magen zu liegenden Ende der Zelle findet eine stärkere Ansammlung der Protoplasmas statt, während eine andere den Kern einschliesst. Von letzterer setzen feine Fäden durch die das Zelllumen erfüllende Flüssigkeit zu der den Zellschlauch bildenden Protoplasmaschicht ¹⁾).

Stimmen nun die Zellen meist überein mit dem eben geschilderten Bau, so ist bei sämtlichen Hydroidpolypen eine Sonderung der Entodermzellen in zwei Gruppen erkennbar. Es unterscheiden sich die

Zellen des oralen Teiles, des Hypostomes in ihrer Gestalt von den Zellen des mittleren und basalen Teiles. Hierin ist zugleich die verschiedene Funktion ausgedrückt, welche beide Arten ausüben.

Schon bei Hydra finden sich zwei Arten vor. Die Zellen des oralen Teiles sind von längerer und gestreckterer Gestalt, als die übrigen. Ihr Höhendurchmesser übertrifft den Breitendurchmesser bereits bei Hydra um mehr als das sechsfache, während bei Campanularien die Zellen fadenförmige Gestalt angenommen haben. Im Gegensatz zu ihnen sind die den Magen auskleidenden Zellen von würfelförmiger Gestalt.

Betrachten wir den Längsschnitt Figur 10 auf Tafel XXV von Halecium, so fällt uns der Unterschied sofort in die Augen. Wie wir nun im dritten Teile sehen werden, haben wir den Zellen des Hypostomes eine Sekretabsonderung zuzuschreiben, während die grösseren Zellen des Magens die Nahrung zu assimilieren haben.

Bei den bisher als Tubularien beschriebenen Formen, also den Tubulariden, Pennariden, Eudendriden u. s. w. kommt diese Sonderung der Zellen gleichfalls vor, doch da hier noch andre Umbildungen eingetreten sind, betrachten wir diese als Taeniolen zu bezeichnenden Gebilde gesondert.

¹⁾ vergl. Kleinenberg, Hydra und Fr. E. Schultze, Cordylophora.

III. Die Längswülste oder Taeniolen.

Bisher waren in den Magen vorspringende Längswülste nur bei der Gattung *Tubularia* näher bekannt geworden, wo sie G. v. Koch¹⁾ meines Wissens zuerst abgebildet hat.

Diese Längswülste oder Taeniolen sind jedoch keineswegs auf diese Gattung beschränkt, sondern kommen allen bisher als Tubularien beschriebenen Polypen zu. Es ist somit die von Allmann auf das Skelett begründete künstliche System auch ein dem histologischen Bau entsprechendes. Ich bemerke hier noch, dass auch bei *Syncoryne*, *Podocoryne*, *Cladocoryne* diese Wülste sich finden und zwar gerade in ausgezeichneter Weise, obgleich sie in den oben genannten Abhandlungen nicht besprochen werden, oder wie bei *Podocoryne* geradezu in Abrede gestellt werden. Am Hypostom erheben sich bei sämtlichen Tubularien meist fünf (oder auch vier) Längswülste. Diese Längswülste teilen sich beim Uebergange des Hypostomes in den Magen, sodass man auf Querschnitten, welche durch den Körper gelegt sind, je nach der Stelle, wo der Schnitt geführt ist, bald 8, 10, 12 bis 20 Längswülste zählen kann. Während dieselben am Hypostom glatt verlaufen, bilden sie nach der Verzweigung vorspringende Wülste, wie auf dem Längsschnitt durch *Podocoryne carnea* in Figur 3 auf Tafel XX zu sehen ist. Deutlich erkennbar ist auch hier der Unterschied zwischen den Zellen des Hypostomes und denen der Magenwülste. Im ersteren sind die Zellen von fast fadenförmiger Gestalt.

Sämtliche Zellen haben an ihrer Basis Muskelfibrillen abgesondert. Besonders stark entwickelt sind dieselben bei den Zellen des Hypostomes. Auch bei den Campanarien und Sertularien scheinen die Zellen des Hypostomes, und zwar nur des Hypostomes, Ringmuskeln zu besitzen, wenngleich wegen der Kleinheit der Zellen ein Nachweis sehr schwer zu füren ist.

Die Muskeln verlaufen stets ringförmig. Sie bewerkstelligen also den Verschluss des Hypostomes.

Die Zellen der Magenwülste sind in ihrem freien Endteil breiter gestaltet. Nach der Basis zu verengen sie sich spindelförmig. Die Wülste verjüngen sich allmählich, um unterhalb der Körpermitte in die Entodermzellen überzugehen. Dieses Verhalten ist auf derselben Tafel in Fig 4 dargestellt.

Wir wenden uns nun zu den Entodermzellen im Allgemeinen

¹⁾ G. v. Koch, Jen. Zeitschrift, Mitteil. über Coelenteraten Bd. 7.

zurück, um die Einschlüsse zu betrachten, welche sich in denselben finden.

Bei allen Polypen finden sich Farbstoffe abgelagert, welche die Farbe der einzelnen bedingen. Bald sind diese Elemente orange, bald braun, bald rosa wie bei einer Clava, oder schwarz. Die Zellen des Hypostomes zeigen nie Einlagerungen dieser Art.

Ausser diesen Concrementen finden sich Eiweisskörperchen, Oeltropfen vor. Diese Bildungen liegen alle im Plasma eingebettet. Die „gelben Zellen“, welche als Einschlüsse vorkommen, besprechen wir weiter unten.

IV. Die Längswülste der Siphonophorenpolypen.

Da wir dieselben im speciellen Teile näher betrachten werden, so bemerken wir an dieser Stelle nur, dass sich die Polypen dieser Coelenteratenklasse im histologischen Bau gerade so verhalten wie die Tubularien. Die Wulstbildungen sind dieselben, wie bei letzteren. Die Stützlamelle beteiligt sich auch bei ihnen nicht an der Bildung der Wülste wie bei dem *Scyphostoma* und *Spongiicola fistularis*¹⁾, dem durch Schultzes Untersuchungen näher bekannt gewordenen immer noch rätselhaften Polypen.

V. Die Drüsenzellen des Entoderms.

Haben wir die Zellen des Hypostomes als Drüsenzellen anzusprechen, welche die Verdauung durch Secretion eines Magensaftes einleiten, so treten doch bereits bei den höheren Polypen besondere erkenntliche Zellen hervor, welche für Drüsenzellen erklärt werden müssen. Bei Färbung mit Carmin tingiren sie sich dunkelrot. Sie sind leicht zu isoliren, und ist dann deutlich in den meist oval geformten Zellen eine Menge runder kleiner Körner zu sehen. Bei *Pennaria* sind diese Zellen sehr leicht durch Maceration des Tieres in Essigsäure zu erkennen. Auch im Coenosark finden sich dieselben bei *Eudendrium*, *Tubularia* und den übrigen. Ausser diesen Körnerzellen kommt noch eine andre Form zur Unterscheidung. Es sind dies einfache protoplasmareiche Zellen, die sich gleichfalls stark tingiren. Bei dem Genus *Tubularia* kommen sie in grosser Menge in den Gonoblastidium vor, das ist der Stiel, an welchem die Gonophoren sitzen. Dass man es hier nicht etwa mit Eizellen, die sich im Coenosark bilden, zu

¹⁾ Fr. E. Schultze, Ueber *Spongiicola fistularis*. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 13.

tun hat, ist aus dem Kern nebst Kernkörperchen ersichtlich. Dasselbe gleicht stets dem der übrigen gewöhnlichen Entodermzellen (vergl. die Abbildungen Fig. 10, 11 Taf. XXI, Fig. 17 Taf. XXII).

VI. Die Muskelzellen des Entoderms.

Bisher war das Vorkommen von entodermalen Muskeln bei Hydroidpolypen noch nicht bekannt¹⁾. Ich fand dieselben bei *Tubularia coronata* zuerst im „Knopf“, wo sie am stärksten ausgebildet sind. Waren sie einmal hier constatirt, so hielt es nicht schwer, ihr Vorkommen auch an den anderen Teilen dieser wie der übrigen Polypen zu constatiren.

Sämmtlichen mit Taeniolen versehenen Polypen kommt eine entodermale Muskulatur zu und zwar stets eine Ringmuskulatur. Niemals sind Längsfasern vorhanden wie im Exoderm. Am Hypostom sind diese Muskelfasern am stärksten entwickelt. Auf dem Längsschnitt treten sie in Form einer punktirten Schicht auf.

Die Muskulatur erstreckt sich aber keineswegs wie schon angedeutet, nur auf das Hypostom, sie ist vielmehr am Magen ebenso entwickelt. Im Coenosark gelang es nie, Fasern nachzuweisen und ist ihr Vorkommen hier sehr unwarscheinlich.

Die Muskelfibrillen sind, soweit es sich constatiren lässt, stets im Zusammenhang mit ihren Bildnerinnen, den Geisselzellen, geblieben. Selbst bei den Tubularien scheinen keine echten mit Kernen versehenen Fasern vorzukommen. Bei den Polypen der Siphonophoren finden sich dieselben ebenfalls vor. Bei den niedriger organisirten Polypen, welchen die Taeniolen fehlen, kommen die Entodermmuskeln nur im Hypostom vor. Dies glauben wir mit Bestimmtheit behaupten zu können, wenn es auch nur selten gelingt sie nachzuweisen. —

Eine Querstreifung habe ich nicht bemerken können, die Muskeln sind stets glatt und glaube ich dass da, wo eine solche auf kleine Strecken auftritt, dieselbe vielleicht nur künstlicher Natur ist, durch die Behandlung mit Reagentien hervorgerufen. —

VII. Die gelben Zellen im Entoderm.

Die gelben Zellen, welche zuerst bei den Radiolarien von E. Haeckel²⁾, dann bei den Actinien von Heider³⁾ und Hert-

¹⁾ Weismann beschreibt die entodermalen Muskeln zuerst bei Eudendrium, in „Ueber eigentümliche Organe“ u. s. w. 1881.

²⁾ E. Haeckel, Studien über Moneren, p. 119.

³⁾ A. v. Heider, *Sagartia troglodytes*. 1877. Sitzungs-Berichte d. Acad. zu Wien.

wig¹⁾ näher untersucht wurden und dann von mir bei den Rhizostomen Medusen²⁾ gefunden wurden, kommen auch bei den Hydroidpolypen vor, wenn auch nur selten. Vorzüglich habe ich dieselben bei einer *Aglaophenia* angetroffen, wo das ganze Entoderm angefüllt ist von denselben. Ich glaubte früher zwischen den bei Radiolarien gefundenen und als jodhaltig nachgewiesenen Zellen und den bei Actinien und Rhizostomen vorkommenden unterscheiden zu müssen, da die Reactionen beider Zellarten verschieden waren, indem niemals bei letzteren Stärke nachzuweisen war. (Vergl. Hertwig, Actinien p. 39). Da aber ihr constantes Vorkommen im Entoderm darauf hinwies, dass sie zur Nahrungsaufnahme in Beziehung ständen, so beschrieb ich sie als Drüsenzellen. Durch neue Untersuchungen von Geddes³⁾ ist es jedoch gelungen ihre Identität mit den bei den Radiolarien gefundenen nachzuweisen. Eine Cellulosemembran kann überall erwiesen werden, ebenso dass die Zellen Stärkekörner enthalten. Es ist demnach kaum noch zweifelhaft, dass diese „gelben Zellen“ einzellige Algen sind und im Entoderm der Coelenteraten (auch bei den Siphonophoren finden sie sich) durch ihre Aufnahme von Kohlensäure und Abgabe von Sauerstoff vielleicht dem Ernährungsprocess zu Statten kommen.

Die Gewebe des Exoderms.

Das Exoderm tritt bei den niedersten Polypen in Form eines Epithels auf. Denn auch die sogenannten interstitiellen Zellen haben wir als ursprüngliche Epithelzellen anzusehen. Bei den am höchst organisirten Formen hat es aber seine epitheliale Form insofern aufgegeben, als bereits eine Muskelschicht mit echten Muskelfasern entstanden ist.

Wir können im Exoderm folgende Zellformen unterscheiden:

- 1) Epithelzellen, welche im Zusammenhange stehen mit den Muskeln, (Neuromuskel- oder Epithelmuskelzellen).
- 2) Epithelzellen ohne Zusammenhang mit den Muskeln.
- 3) Interstitielle Zellen, welche in die Tiefe gerückte Epithelzellen sind.

¹⁾ Hertwig, Actinien. Jena, 1879.

²⁾ Hamann, Mundarme und Anhangsorgane der Rhizostomen. Jen. Zeitschr. Bd. VIII. 1881.

³⁾ Geddes, Further researches on animals containing chlorophyll. Nature, 26. Jan. 1882.

4) Echte Muskelzellen.

5) Cuidozellen oder Nesselkapselzellen, das sind umgebildete interstitielle Zellen.

6) Drüsenzellen, das sind umgebildete Epithelzellen.

Wir beginnen mit der Betrachtung der

I. Epithelmuskelzellen.

Das Epithel der Körper der Hydroiden besteht aus den grossen Zellen mit ellipsoidischen Kernen, wie sie bei Hydra zuerst beschrieben wurden. Dieselben besitzen an ihrer Oberfläche einen verdichteten Plasmasaum, der scharf gegen die innere Masse sich abgrenzt. Dieser Saum wurde von Fr. E. Schultze bei Cordylophora und Syncoryne nachgewiesen, sowie ebenfalls bei Hydra von Kleinenberg. Er zeigt eine feine Körnelung, die beim Absterben des Tieres fast immer vollständig verschwindet. An ihrer Basis haben diese grossen Zellen entweder einen oder mehrere Ausläufer, die Muskelfibrillen, ausgeschieden, welche parallel der Aussenfläche und der Längsaxe des Tieres verlaufen. Bei sämtlichen Hydroiden mit alleiniger Ausnahme des Genus Tubularia bleibt der Zusammenhang zwischen Muskelfibrille und Epithelzelle bestehen.

Während die Zellen am Körper von grosser Gestalt sind, so bilden sie an den Tentakeln oft nur eine dünne Lage. Von oben gesehen bilden ihre Begrenzungsflächen Polygone. Der Kern mit Kernkörper ist oft schon am lebenden Tiere zu erkennen. Das Protoplasma erfüllt nicht die ganze Zelle, sondern durchzieht dieselbe in Form von Netzen.

Im Coenosark erscheinen die Epithelzellen bald abgeplattet, bald aber haben sie dieselbe Gestalt wie am Körper beibehalten. Schon aus der Art der Entwicklung geht hervor, dass auch im Coenosark Muskeln sich finden müssen. So besitzt die Actinula am ganzen Körper Muskeln.

Dieselben müssten also, wenn sie am erwachsenen Tiere nicht mehr vorhanden wären, rückgebildet worden sein. Auch bei Syncoryne, wo dieselben nicht vorkommen sollten, finden sie sich.

Von den geschilderten Exodermzellen weichen die im folgenden zu beschreibenden ab. An Teilen, welche im Wachstum begriffen sind, so an dem fortwachsenden Wurzelskelett, bei der Sprossung junger Polypen, nehmen die Epithelmuskelzellen eine cylindrische Gestalt an. Zugleich ist ihr Plasma feinkörnig. Die-

ses Wachstum der Zellen in ihrer Längsaxe hängt zusammen mit der neuen Funktion, die dieselben übernommen haben. Sie sondern ein Sekret ab, welches das Perisark an der Stelle, wo das Wachstum beginnen soll, auflöst. Es ist dies bereits von Weismann ¹⁾ bei der Bildung der Gonophoren geschildert worden. An den polypoiden Gonophoren findet man die Zellen der rückgebildeten Polypen am Distalende in lange fadenförmige Zellen ausgezogen, welche durch ihr Sekret einen dünnen Verschluss erzeugen, welcher das Eindringen sei es des Seewassers oder fremder Körper in das Gonophor verhindern soll. —

Dieselbe Form, welche wir bei den Epithelmuskelzellen oben beschrieben haben, tritt uns in der Fuss Scheibe der Polypen entgegen. Sowol bei den Actinulis, den Gastrulis der Medusen, den Planulis der Polypen kommt diese Form zur Beobachtung. Es erfahren die Zellen der Fuss Scheibe eine Verlängerung ihres Längsdurchmessers, während sie an Breite abnehmen.

Constant bleibt diese Zellform während des Lebens des ausgewachsenen Tieres bei Hydra, weshalb wir sie hier besprechen wollen. Zuvor betrachten wir jedoch die Eigenschaft, welche den Epithelmuskelzellen eigen ist, nämlich Pseudopodien zu entsenden. Diese pseudopodienartige Bewegung ist bei den Hydroiden schon längst bekannt. Am schönsten ist die Bewegung im Coenosark zu sehen. Hier sind die Zellgrenzen nicht mehr kenntlich. Das Plasma der Exodermzellen strahlt in Fäden nach dem Perisark aus und bewerkstelligt so die Festheftung. Auch in den Gonophoren ist dieselbe Erscheinung zu finden.

Bei Hydra findet sich die Eigenschaft Pseudopodien auszustrecken bei den Zellen der Fuss Scheibe vor.

Wir nennen dieselben daher:

II. Die Pseudopodienzellen der Fuss Scheibe bei Hydra.

Da bereits an einem anderen Orte dieselben ausführlich besprochen werden, so fassen wir uns hier kurz.

Die Zellen der Fuss Scheibe sind von cylinderförmiger Gestalt. Das Protoplasma erscheint fein granulirt. Wie die übrigen Exodermzellen so haben auch sie Muskelfibrillen ausgeschieden, doch kommt einer jeden Zelle immer nur eine Fibrille zu. Die Zellen sondern eine schleimartige Masse ab, welche zur Anheftung dient.

¹⁾ Weismann, Zool. Anzeiger, Nr. 55, 61, 77. 1880/81.

Bewegt sich nun aber das Tier und ändert seinen Ort, so ziehen sich die Zellen der Fuss Scheibe in Pseudopodien aus. Dadurch gleitet es immer auf der Unterlage hin. Die Zellgrenzen gehen vollkommen verloren. „Es gewärt nun ein hübsches Bild, wenn man sieht, wie die Pseudopodien auftreten, wider eingezogen werden, während schon wider andere Fortsätze auftreten, mit einander verschmelzen, um wider zu regelrechten Zellen zu werden“. Jede Zelle besitzt ihren Kern in der Mitte im Plasma liegend.

Die Eigenschaft Pseudopodien zu entsenden, ist den Zellen der Fuss Scheibe bei den Planulis nicht mehr eigen, was daraus zu erklären ist, dass dieselben nicht ihren Platz wechseln, sondern einmal festgesetzt an demselben Orte verharren.

Eine hiervon ganz verschiedene Erscheinung tritt uns entgegen, wenn wir

III. Die Exodermzellen der Nematophoren

betrachten. Zur Untersuchung dieser Gebilde sind die Plumularien am günstigsten. Doch kann auch für die Nematophoren der Aglaophenien das im Folgenden zu beschreibende Verhältnis leicht nachgewiesen werden.

Oberhalb und unterhalb der in Kelchen sitzenden Trochopoden finden sich kleinere Kelche vor, in welchen der Weichkörper sich findet. Von Huxley sind diese kleinen Kelche sammt ihrem Inhalt als Nematophoren bezeichnet worden. Allman¹⁾ beschreibt dieselben näher bei Aglaophenia und Antennularia antennina.

„The whole nematophore is filled with a granular protoplasm.“ Er hat in demselben jedoch bei Antennularia keine Cnidozellen nachweisen können, während er sie bei Aglaophenia gefunden hat.

Wie aus dem folgenden hervorgeht, haben wir es mit rückgebildeten Personen zu tun, bei denen Mund und Magen obliteriert ist und in Folge dessen auch die Mund- oder Oraltentakeln verloren gegangen sind. Verfolgen wir die Entstehung dieser Gebilde. Es entsteht unterhalb des sprossenden Trochopolypen eine

¹⁾ Allman, On the Occurrence of Amoebiform Protoplasm and the Emission of Pseudopodia among the Hydroids, *Annals and Magazine of natural history*. 1864. Vol. XIII, p. 202.

Ausstülpung des Exoderms wie des Entoderms und der zwischen beiden gelegenen Stützlamelle (siehe Figur 5 auf Tafel XXV). Die Exodermzellen sind von fadenförmiger Gestalt. Das ganze Gebilde wird von einer von den ausgestülpten Exodermzellen erzeugten feinen Chitinhülle umgeben. Ist eine gewisse Grösse erreicht, so bricht das Exoderm durch das Distalende der Chitinhülle, welche den Becher vorstellt und so ist das Nematophor gebildet. Die Zellen wachsen nun und stellen am ausgebildeten Nematophor das in Figur 7 dargestellte Bild dar. Im inneren desselben verläuft die Entodermaxe mit ihren Zellen, in denen Kerne nachweisbar sind. An der Spitze des als rückgebildeten Polypen anzusehenden Gebildes entstehen Nesselkapseln. Dieselben sind nie zahlreich bei den Plumularien vorhanden; ja oft sucht man vergebens nach denselben. Bei den Aglaophenien hingegen stehen sie dicht gedrängt an der Mündung des Bechers (siehe Figur 9).

Der Polyp kann sich nun ungeheuer ausdehnen, sodass er beinahe fadenförmig erscheinen kann. Dies mag zu der Annahme Veranlassung gegeben haben, dass es Protoplasma im Kelche sei, welcher Pseudopodien entsenden könne. Diese Dehnbarkeit ist jedoch nur vermittels der Muskelfibrillen möglich, welche diese Zellen besitzen (s. Fig. 15). Sie hängen mit ihren Bildnerinnen zusammen.

Nach der Schilderung des Baues wird unsere oben ausgesprochene Behauptung, dass wir hier als Machopolypen zu bezeichnende Bildungen vor uns haben, als gerechtfertigt gelten können.

Eine Beschreibung der Nematophoren bei Antennularia, Aglaophenia und den übrigen Gattungen zu geben halte ich für überflüssig, da sich überall derselbe Bau wiederholt.

IV. Die interstitiellen Zellen und die Nesselkapseln.

Ausser den grossen Epithelzellen findet sich eine zweite Zellenart, welche an der Basis der ersteren, wo die Fibrillen ausgehen, liegt. Diese Zellen sind klein, spindelförmig und bergen im Inneren einen grossen Kern. Von Kleinenberg¹⁾ wurden sie als „interstitielles Gewebe“ aufgeführt. Da sie sich jedoch nicht überall finden und oft nur vereinzelt vorkommen, so ist es wol besser nur von interstitiellen Zellen zu sprechen. Sie finden sich

¹⁾ Kleinenberg, a. a. O.

bei allen Hydroidpolyphen und sind die Bildnerinnen der Nesselkapseln und der Eier, wie bei *Hydra* und *Eudendrium*¹⁾ nachgewiesen ist.

Der erste, welcher über die Nesselkapseln eigene Untersuchungen anstellte, war Möbius²⁾. Wir recapituliren im Folgenden kurz das bisher bekannte und fügen unsre eigenen Untersuchungen kurz an, welche die Frage, ob wir es mit Sinnesorganen zu tun haben, der Entscheidung näher zu bringen geeignet scheinen.

Wir unterscheiden an den Nesselkapselzellen einen Protoplasmakörper, in dessen Inneren eine dünnwandige Kapsel abgetrennt worden ist. Im Protoplasma liegt der Kapsel an der Zellkern der interstitiellen Bildungszelle. Oberhalb der Zelle erhebt sich ein feiner Protoplasmafortsatz, der als Cuidocil benannt wird, während am entgegengesetzten Ende ein Fortsatz in die Tiefe abgeht.

An einem anderen Orte haben wir nachgewiesen, dass diese Fortsätze mit der Stützlammelle in Zusammenhang stehen. Als bestes Objekt bot sich uns hierzu *Carmarina hastata*, eine craspedote Meduse. In Figur 16 auf Tafel XXII sieht man an einem Querschnitt durch einen Tentakel dieser Meduse die mit *fs* bezeichneten Fortsätze direkt in die Stützlammelle übergehen.

Diese Fortsätze finden sich an allen Cnidozellen vor, selbst an denen der Nematophoren.

Hiernach dürfte die Ansicht, dass die Cnidozellen Sinneszellen seien als falsch zurückzuweisen sein. Die Fortsätze dienen der in die Höhe gerückten Zelle als Stützfasern und haben nichts mit Nerven oder Muskel zu tun.

Die Cnidocils, die man gern als Sinneshärchen ansehen möchte, sind dazu da, um durch den Druck, der auf sie von aussen ausgeübt wird, die darunter liegende Kapsel zur Entladung zu bringen. So haben wir diese Nesselkapseln als Waffen anzusehen, welche zum Schutze der Tiere, zum Fangen der Beute dienen, worauf auch die in ihnen enthaltene Flüssigkeit, welche der Ameisensäure nahe steht, hinweist, durch welche die mit dem aus der Kapsel hervorgeschnehten Faden in Berührung gekommenen Tiere gelämt und getötet werden.

¹⁾ Kleinenberg, Ueber die Entstehung der Eier bei *Eudendrium*, Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 1881, Bd. 35.

²⁾ Möbius, Ueber den Bau und den Mechanismus und die Entwicklung der Nesselkapseln. Abhandlungen des Vereins Hamburg 1866, Bd. 5.

V. Die Muskeln des Exoderms.

Bei sämtlichen Hydroidpolypen finden sich Muskelfibrillen und zwar stets nur Längsmuskeln, das heisst solche Muskeln, welche mit der Longitudinalaxe parallel laufen.

Die Muskeln convergiren am Hypostom. Zur Bildung von Ringmuskeln kommt es weder hier noch an den Tentakeln, wo es Ciamician beschrieben hat. An letzteren finden sich auch stets nur Längsfasern vor.

Das Coenosark besitzt, wie im vorigen Kapitel bereits erwähnt wurde, ebenfalls Muskelfasern.

Was nun die Fibrillen selbst betrifft, so hängen dieselben entweder mit den Epithelzellen noch zusammen, — dies ist bei allen niederen Formen der Fall — oder sie sind zu selbständigen Fibrillen mit eigenem Kern differenzirt, wie es bei der Gattung *Tubularia* der Fall ist. Auch bei *Corymorpha* werden sich wol echte Muskeln finden. In keinem Falle war eine Querstreifung zu erkennen. Die Muskelfibrillen sind immer als glatte zu bezeichnen (s. die Figur 9 auf Tafel XXIII). Es sind also die bei den Craspedoten auftretenden quergestreiften Muskeln als eine neue Erwerbung und nicht als von den Polypen ererbt zu betrachten.

VI. Nerven und Ganglienzellen.

Da bei den mit den Hydroidpolypen in Generationswechsel stehenden Craspedoten Sinnesorgane vorkommen und die Nerven und Ganglienzellen bereits einen Plexus bilden, so war die Frage nicht ungerechtfertigt: Finden sich bei den Hydroiden schon Sinnesorgane, oder doch wenigstens Nerven und Ganglienzellen vor? Wir müssen diese Frage für die einfachen Polypen verneinen. Niemals haben wir Ganglienzellen constatiren können. Anders steht es mit den Polypen der Siphonophorenstöcke. Bereits Chun¹⁾ hat das Vorkommen von Nerven und Ganglienzellen angegeben. Ich untersuchte speciell *Verella spirans*, welche sich sehr gut zur Untersuchung eignet. Es finden sich an den Polypen die Nerven mit den Ganglien im Exoderm vor. Sie liegen den Muskelfibrillen auf.

Es fragt sich nun, dürfen wir immer noch annehmen, nach-

¹⁾ Chun, Vorläufige Mittheilg. im Zoolg. Anzg. N. 71 1880.

dem wir bei den Polypen der Siphonophoren, Nerven und Ganglien gefunden haben, dass auch die Hydroidpolypen dieselben besitzen, obgleich sie hier niemals gefunden worden sind? Die Siphonophorenpolypen sind keineswegs grösser als eine Tubularia, warum sollen wir sie aber nur bei ersteren nie bei letzteren finden? Ebenso gut wie sie bei letzteren auf Schnitten nachweisbar sind, müssten wir sie doch wol auch bei ersteren nachweisen können?

Haben wir bei den Hydroidpolypen nicht vielmehr ein niederes Entwicklungs-Stadium vor uns, in welchem dem Protoplasma der Epithelzelle noch allein die Funktion der Empfindung zukommt und der Reiz durch die Zelle weiter auf den Muskel geleitet wird?

Wenn wir deshalb die Epithelzellen des Hydroidpolypen als Neuromuskelzellen im Sinne Kleinenbergs ansprechen, so huldigen wir damit keineswegs der Ansicht, welche aus einer Zelle Muskel und Nerv ableiten will, da wie O. und R. Hertwig betonen, im Tierreich die histologischen Sonderungsprozesse nicht auf der Trennung und dem Selbständigwerden verschieden differenzierter Zellteile, sondern auf der verschiedenen Differenzierung getrennter und ursprünglich gleichartiger Zellen beruhen. Wie wir uns die Entstehung der Nerven und Ganglienzellen denken, wird im dritten Teile gezeigt werden. —

Die genannten Autoren nehmen in consequenter Durchführung ihrer Ansichten auch für die Hydroiden Ganglienzellen und Nerven an, ja sie stellen ihr Vorkommen als selbstverständlich hin, da man one dieselben die Kontraktionen einer Hydra zum Beispiel nicht erklären könne. Es ist gegen diese Anschauung einzuwenden, dass wir ja im Tierreiche Muskeln antreffen, welche one Vermittelung eines Nerven ihre Funktionen vollziehen und dass wir, solange der Nachweis ihres Vorkommens nicht erbracht ist, auch Schlüsse und mögen sie noch so logisch erscheinen, nicht anerkennen können, wenn die Tatsachen nicht übereinstimmen. Solange also ein Nervensystem nicht bekannt ist, halten wir an der Kleinenberg'schen Anschauung fest; trotzdem können wir die Frage nach demselben als eine immer noch offene bezeichnen.

VII. Die Drüsenzellen des Exoderms.

Jede Exodermzelle hat die Fähigkeit eine Drüsenzelle zu werden, das heisst ein Sekret abzusondern. An der Stelle, wo die

Gonophoren auftreten und an andren oben benannten Stellen wandeln sich die Exodermzellen in Drüsenzellen um. Die Zellen der Fuss Scheibe gehören ebenfalls hierher.

Als Drüsenzellen erklären wir aber jenen eigentümlichen Kranz von Zellen, der an der Basis der Trophopolypen bei Eudendrium vorkommt¹⁾. Diese Zellen (s. Figur 1 Taf. XXI) sind mit fein granuliertem Protoplasma erfüllt, in welchem ein grosser Kern sich findet. Sie färben sich intensiv rot mit Carmin. Der nach aussen gewendete Distalteil der Zellen ist frei von Protoplasma. Er erscheint als heller Saum und färbt sich nicht. Ausser diesen Zellen, deren Natur als Drüsenzellen übrigens nicht ganz zweifellos ist, finden sich im Exoderm nirgends specielle Drüsenzellen vor.

Die Stützlamelle.

Bei sämtlichen Polypen findet sich zwischen den beiden Keimblättern eine hyaline Schicht. Sie fehlt weder in den Tentakeln noch im Coenosark; sie ist am ganzen Körper vorhanden. Sie erreicht niemals eine solche Mächtigkeit wie etwa bei den Medusen, sondern bleibt stets als dünnes Blatt nachweisbar.

Sie zeigt niemals eine Struktur; niemals finden sich Zellen in derselben, wie bei den Medusen, wo die Bildnerinnen der Stützlamelle, die Entodermzellen, mit in dieselbe hineingerissen werden.

Die Stützlamelle endet in den Tentakel stets blindsackartig. Eine geringe Verdickung findet sich hier an ihrem Distalende, welches mit nach aussen vorstehenden Spitzen und Zacken besetzt ist, wie Fr. E. Schultze sagt. Diese vorstehenden Spitzen und Zacken rühren von den abgerissenen Fortsätzen der Cnidozellen her, welche, wie wir oben zeigten, in Verbindung mit der Stützlamelle stehen. Da die Cnidozellen an der Spitze der Tentakel besonders reichlich sich finden, und da hier gewöhnlich die Makroknidien vorkommen, welche sich durch stärkere Fortsätze auszeichnen, so treten die abgerissenen Enden besonders deutlich hervor.

Die Stützlamelle wird vom Entoderm abgeschieden. Dies lässt sich direkt nachweisen. Nachdem an den Planulis oder den Actinulis die Tentakeln entstanden sind und in ihnen sich bereits

¹⁾ Vergl. Weismann, Ueber eigent. Organe, Neapler Mitteilungen 1881.

die Chordazellen von dem übrigen Entodermgewebe gesondert haben, tritt zwischen beiden die Stützlamelle auf und trennt so das entodermale Ernährungsgewebe von dem entodermalen Binde substanz-Gewebe. Bei den Tubularien wird letzteres Gewebe, wo es in den beiden Wülsten auftritt, ebenfalls von der Entodermis durch eine Stützlamelle getrennt.

Die Stützlamelle ist früh erkennbar. So besitzen die Actinulae beim Verlassen der Gonophoren dieselbe bereits. Bei den Planulis tritt dieselbe auf, wenn sie im Begriff sind sich festzusetzen.

Die Stützlamelle macht alle die Ausstülpungen zur Anlage neuer Polypen oder Gonophoren, oder Nematophoren u. a. mit. Sie ist in den ersteren stets nachweisbar. Bei den medusoiden Gonophoren der Tubularien ist sie im Gonoblastidium — der Stiel, an welchem die Gonophoren sprossen — stets zu finden (s. Figur 3 Tafel XXIV).

Dass sie in den Nematophoren vorkommt, ist bereits oben geschildert.

Das Chitinskelett.

(Perisark.)

Das Skelett, welches die meisten Hydroidpolypen umgiebt, ist von Fr. E. Schultze¹⁾ näher untersucht worden und hat derselbe festgestellt, dass es aus Chitin oder wenigstens einem Material besteht, welches in seinem Verhalten gegen chemische Reagentien von demselben nicht verschieden ist. Während bei Hydra dieses Skelett nicht vorhanden ist, besitzen es alle übrigen Polypen. Das Wachstum geschieht von Innen her durch Ablagerung neuer Teile, sodass man an älteren Chitinröhen eine concentrische Schichtung wahrnehmen kann, eine Zusammensetzung des cylinderförmigen Skelettes aus Lamellen.

Das Skelett wird in Form einer dünnen Hülle angelegt und zwar wird es bei den Planulis sofort nach der Festsetzung ausgeschieden. Man sieht es dann als heller Saum dem Exoderm aufliegen.

Bei den Actinulis der Tubularien wird es bereits vor der Festsetzung gebildet. Es ist an dem Aboralpol derselben bereits

¹⁾ Fr. E. Schultze, Cordylophora.

während des Schwimmens zu unterscheiden, wie unten im speciellen Teile gezeigt werden wird.

Die Eigenschaft eine Skelethülle zu bilden ist allen Exodermzellen eigen. Bei den einen wird es aber nur am Stiele abgeschieden, während der Polyp selbst frei davon ist, (Tubularia) während bei anderen auch der Polyp von einer Hülle umgeben wird, die als Becher oder Theca bezeichnet wird.

Eine besondere Form geht das Skelett bei den als Corbulis bezeichneten Formen ein, (es verschmelzen hier die einzelnen Becher) welche bei den Aglaophenien vorkommen (vergl. den speciellen Teil).

II. Kapitel.

Der Polymorphismus und die Entstehung der Medusen.

Nachdem wir die histologischen Verhältnisse betrachtet haben, wollen wir die unter den Namen Polymorphismus oder Arbeitsteilung bekannten Erscheinungen näher ins Auge fassen.

Gehen wir von dem als niedrigsten unter den jetzt existirenden Polypen, der Hydra, aus, so finden wir die verschiedenen Funktionen als Ernährung, Verteidigung, Fortpflanzung auf nur eine Person beschränkt. Während aber bei Hydra die Entstehung der Geschlechtsstoffe auf das Exoderm beschränkt ist, und zwar hier sogar auf bestimmte Stellen, — die Hoden entstehen unterhalb der Tentakel die Ovarien der Basis näher — so müssen wir annehmen, dass bei den Urpolypen diese Eigenschaft beiden Keimblättern zugleich eigen war.

Tuen wir einen Schritt weiter, so finden wir, dass einzelne Personen zu Behältern der Geschlechtsstoffe umgewandelt sind. Es sind dies Polypen, die entweder Mund und Tentakel eingebüsst haben, oder bei denen doch noch Tentakelrudimente nachweisbar sind, wie bei den Coryneen¹⁾.

Früher glaubte man, dass in diesen als polypoiden Gonophoren bezeichnenden Gebilden die Eier entstanden. Durch die Untersuchungen von Weismann²⁾ und Kleinenberg³⁾ sind wir

¹⁾ Gegenbaur, Zur Lehre vom Generationswechsel 1854 (p. 38).

²⁾ Weismann, a. a. O. und Observations sur le cellules sexuelles des Hydroides, 1881. Annales des sciences Naturelles. I. XI.

³⁾ Kleinenberg, Ueber die Entstehung d. Eier bei Eudendr. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35. 1881.

aber über das ware Verhältniß aufgeklärt worden. Die Eier entstehen im Coenosark und wandern dann in die rückgebildeten Polypen (vergl. unten).

Mit dieser Tatsache ist jene Ansicht zurückgewiesen, welche den Generationswechsel oder die Entstehung der Medusen an den Hydroidpolypen auf Arbeitsteilung zurückführen wollte.

Wir haben uns die Entstehung der Medusen vielmehr auf folgende Weise zu erklären.

Wir gehen hierbei von einem Polypenstock aus, an welchem an allen Teilen, wie es noch heute der Fall ist, Eier und Sperma entstehen kann. Das heisst jede Zelle der beiden Keimblätter kann zu einer Eizelle oder zu einer Spermazelle werden.

Denken wir uns nun einzelne Personen vom Stamme losgerissen, oder getrennt, wie es noch jetzt bei der Sprossung von Tochterpolypen am Mutterpolypen bei *Hydra* und *Tiarella singularis*¹⁾ geschieht, so werden diese Polypen gezwungen worden sein sich anzupassen an das neue Element. Sie werden im Meere herumgetrieben worden sein und vermittels ihrer Tentakeln sich wie vorher Nahrung gesucht haben. Diejenigen nun, welche sich anpassen konnten an das neue Element, werden es zur Hervorbringung von Geschlechtsstoffen nach wie vor gebracht haben, da ja jede Zelle eine Propagationszelle werden kann. Aus diesen Geschlechtsstoffen werden nun wider Hydroidpolypenstöcke hervorgegangen sein, deren Einzeltiere vom Stocke losgerissen schon eher als ihre Vorfahren an das freie Schwimmleben sich anpassten. So wird sich dieser Vorgang immer wiederholen haben und schliesslich haben die abgelösten Polypen, die durch das freie Wasserleben eine Menge neuer Organe erworben haben, und jetzt als Medusen benannt werden, die Funktion der Fortpflanzung ausschliesslich übernommen. Damit ist jedoch keineswegs behauptet, dass nun die übrigen Zellen des Stockes nicht zu Propagationszellen werden können. Im Gegenteil haben dieselben nach wie vor noch diese Eigenschaft und es finden sich an Medusen bildenden Polypenstöcken im Coenosarke Eier vor²⁾.

Da eine vollkommene Homologie zwischen Polyp und Meduse besteht, ist gegen die eben gegebene Entstehung der Medusen nichts einzuwenden.

¹⁾ *Tiarella singularis*, ein neuer Hydroidpolyp, Fr. E. Schultze, Zeitschrift f. Zoologie Bd. 27.

²⁾ Diese Angabe beruht nicht auf eigener Untersuchung, sondern wurde mir von Herrn Prof. Weismann gesprächsweise mitgeteilt.

Wir gehen nun zurück zur Arbeitsteilung und betrachten kurz die durch dieselben umgebildeten übrigen Polypen. Wir faren mit den Wehrpersonen oder Machopolypen fort. Die Nematophoren, welche überhaupt zum ersten Male von Meneghini¹⁾ beschrieben wurden, haben wir bereits oben näher kennen gelernt und als Polypen mit rückgebildetem Mund, Magen und Tentakelkranz bezeichnet.

Bei den höher organisirten Polypen, die wir weiter unten als Taeniolaten bezeichnet haben, tritt eine andere Form von Machopolypen auf, die sogenannten „Spiralzooids“. Dieselben waren bei *Podocoryne carnea* näher bekannt und bilden Polypen, denen Mund und Tentakel verloren gegangen sind, welche aber noch die Magenhöhle besitzen. Bei der von mir neugefundenen Art *P. Haeckelii* ist in den Spiralzooids auch noch die Magenhöhle obliterirt und mit Bindesubstanzzellen ausgefüllt. Es sind das dieselben Entodermzellen, wie sie in den Wülsten und Tentakeln der Tubularien zum Beispiel auftreten.

Ausser diesen Machopolypen ist noch eine dritte Art als Skelettpolypen aufgestellt worden. Es sind dies Ausstülpungen des kriechenden Wurzelstocks, welche vom Chitinskelett überzogen werden und als spitze Zacken zwischen den Polypen stehen. Da nun aber weder Tropho- noch Machopolypen von einer Chitinröhre umhüllt werden, — dieselbe hört an der Basis bereits auf — und diese Skelettspitzen eine solche besitzen, so scheint mir die Deutung als rückgebildete Polypen zum mindesten gewagt.

Die Homologieen zwischen medusoidem Gonophor (Sporasac) und Meduse.

Die Homologieen, welche zwischen Polyp und Meduse bestehen, sind bereits von Claus²⁾ und von O. und R. Hertwig³⁾ festgestellt worden. Vorzüglich letztere Forscher haben in vorzüglichster Weise bis in die Details dieselben berücksichtigt, sodass etwas neues zu sagen nicht gut möglich ist.

Wir wenden uns daher zu den medusoiden Gonophoren, wie sie sich bei *Tubularia*, *Gonothyraea*, *Garveia* finden.

¹⁾ Meneghini, *Memorie del Instituto Veneto* 1845.

²⁾ Claus, an verschied. Orten.

³⁾ Hertwig, *Der Organismus der Medusen*.

Auch bei dem Genus *Tubularia* und den übrigen genannten ist der Generationswechsel auf dieselbe eben dargestellte Weise entstanden gewesen. Durch irgend welchen äusseren Grund sind aber die Medusen nicht mehr zur Loslösung gekommen, sondern sind im Zusammenhang mit dem Stocke geblieben und in Folge dessen rückgebildet worden. Dass diese Anschauung die allein richtige ist, hoffe ich im Folgenden klar erweisen zu können. Wir betrachten zuerst nur die Tubularien, und zwar *indivisa*, *mesembryanthemum*, *larynx* und *coronata*, welche näher untersucht wurden.

Bei *Tubularia* entsteht eine Ausstülpung der beiden Keimblätter. Diese wird zu dem Gonophor. In gleicher Weise bildet sich auch die Meduse als einfache Ausstülpung. In beiden Fällen wuchert jetzt das Exoderm. In Figur 1 auf Tafel XXIV ist die Knospe einer Tubularie, in Figur 6 und 7 die einer Obelia dargestellt. Indem nun in beiden Fällen die Exodermwucherung sich abschnüren will, wird sie vom Entoderm umwachsen, dessen beide Schichten, bei der Meduse Fig. 7, durch späteres Zusammenwachsen die Gefässlamelle vorstellen. Bei *Tubularia coronata* ist nur selten (Fig. 3) eine Doppelschicht zu erkennen. In den Figuren ist diese Gefässlamelle mit *gf* bezeichnet. Bei *Tubularia indivisa* bilden sich wie bei Obelia und überhaupt den Medusen durch Verwachsung vier Längskanäle aus, die am Distalende in einen Ringkanal zusammenlaufen.

Bei *Garveia nutans* entstehen auch die vier Kanäle, doch endigen sie nach kurzem Verlaufe blind. Es ist bis zu einem gewissen Punkte die Entwicklung der Medusenknospe vollkommen gleich mit der des Gonophors. Es finden sich hier wie dort dieselben Schichten vor.

Auf den Querschnitten ist dies am besten zu erkennen! In Figur 4 ist ein Querschnitt durch den oberen Teil eines medusoiden Gonophor von *Tubularia coronata* (Fig. 2) dargestellt. Die äusserste Schicht ist das primäre Exoderm (*ex*¹), es wird an der Meduse zum Exoderm der äusseren Schirmfläche. Die Gefässlamelle (*gf*) bildet nur eine Schicht; es sind die Kanäle bei dieser Art bereits rückgebildet, während sie, wie ein Querschnitt durch *Tubularia indivisa* (Fig. 5) lehrt, hier noch bestehen. Der Querschnitt kommt vollkommen gleich einem durch eine junge Obelia (Fig. 9) gelegten Querschnitt.

Fig. 8 zeigt uns ein Stadium einer Meduse, wo die Kanäle noch nicht gebildet sind.

Es entspricht nun an dem in Fig. 3 abgebildeten Gonophor die mit ex^2 bezeichnete Schicht, deren Entstehung aus Fig. 2 klar wird, dem Exoderm der ventralen Schirmfläche, während die mit ex^3 bezeichnete Partie beim Gonophor die Geschlechtsstoffe vorstellt und an der Meduse dem Exoderm der Magenwand homolog ist, wie aus ihrer Entstehung einleuchtet.

Bei *Garveia* entstehen die Geschlechtsstoffe nicht im Gonophor, sondern im Coenosark und wandern erst sekundär in dasselbe.

Die von van Beneden als Ento-, Meso- und Exotheka bezeichneten Schichten sind die mit ex^1 , gf und ex^2 bezeichneten Schichten in unseren Figuren.

Die medusoiden Gonophoren der Tubularien bieten uns eine stufenweise Rückbildung dar.

Tubularia indivisa besitzt 4 Kanäle nebst Ringkanal, hat jedoch die Tentakeln eingebüsst. Bei *Tub. mesembryanthemum* finden sich noch 8 den Tentakeln der Medusen homologe Bildungen vor. Bei *Tub. coronata* hingegen ist die Zahl derselben bereits auf 4 reducirt und bei *Tub. larynx* fehlen sie überhaupt. Bei den letztgenannten Arten finden sich die Kanäle nicht mehr vor. Auch sie sind verloren gegangen.

Es gehen somit alle diejenigen Bildungen, welche der losgelöste Polyp in Folge der neuen Lebensweise erworben hatte, und welche ihn eben zur Meduse machten, wider schrittweise verloren, indem die Meduse nicht mehr zur Ablösung kam. Sinnesorgane finden sich an keinem medusoiden Gonophor mehr vor; sie sind zuerst wider verschwunden. Die Zeugung von Geschlechtsstoffen ist den Gonophoren der Tubulariaarten geblieben, dieselbe ist jedoch schon wider verloren gegangen bei *Garveia nutans*. Eine andere Umbildung ist hiermit Hand in Hand gegangen. Die Embryonen verlassen erst nach erlangtem Tentakelkranze nach der Ausbildung aller Gewebe das Gonophor. Dass dies erst eine sekundäre Erscheinung ist, geht daraus mit Sicherheit hervor, dass die Actinulae auf verschiedenen Stufen der Ausbildung stehen, sobald sie aus dem Gonophor treten, indem nämlich dieselben bei *Tub. coronata* ausschlüpfen, indem sie nur im Besitze der Aboraltentakel sind. Bei *Tub. larynx* hingegen besitzen sie entweder bereits die vier primären Oraltentakel oder sie schlüpfen auch ohne dieselben aus, wie G. v. Koch beschreibt. Bei *Tub. mesembryanthemum* endlich sind sie im Besitze sowol des Aboral- als auch des Oraltentakelkranzes. — Stellen wir noch einmal in einer Tabelle die

verschiedene Rückbildung der Medusen dar, welche dieselben zu medusoiden Gonophoren machen.

	Radiärkanäle und Ringkanal	Tentakel- rudimente	Entstehung der Geschlechtsstoffe
Tub. indivisa . . .	vorhanden	fehlen	} in den medusoiden Gonophoren ?
„ coronata . . .	fehlen	4 vorhanden	
„ mesembryanth. .	fehlen	8 vorhanden	
„ larynx . . .	fehlen	fehlen	
Garveia nutans . .	in Rückbildung begriffen	fehlen	
Hydractinia echinata .	fehlen	fehlen	im Gonophor
Gonothyraea Lovenii .	vorhanden	fehlen	im Coenosark

Zur Embryologie.

I. Entstehung der Eier von Plumularia fragilis n. sp.

Bei dieser warscheinlich noch nicht beschriebenen Art entstehen die Eier im Entoderm des Coenosarkes, wie am lebenden wie conservirten Material festgestellt werden kann.

Betrachtet man unter dem Mikroskope die lebenden Zweige dieses Polypenstockes, so sieht man überall im Entoderm Zellen, welche sich durch Grösse von den übrigen Entodermzellen unterscheiden. Bei manchen derselben erblickt man Ausläufer, ja man sieht wie sich dieselben amöbenförmig bewegen. Es sind dies die Eizellen, welche im Entoderm herumwandern.

Das Entodermepithel ist an vielen Stellen des Stammes ein Keimepithel zu nennen. Jede Zelle hat die Eigenschaft eine Eizelle zu werden. Auf Flächenansichten (Fig. 18, Taf. XXIV) bemerkt man, wie unter den Epithelzellen einige durch Grösse hervorragen, (dieselben sind mit dunklem Kernkörperchen dargestellt) und zugleich ist eine schon merkliche Vergrösserung des Kernes eingetreten. An den schon jetzt als Eizellen anzusprechenden Zellen tritt nun ein Wachsthum ein, indem sich der protoplasmatische Teil der Zelle, sowie der Kern mit seinem Kernkörperchen vergrössert. Nach Erlangung einer gewissen Grösse fangen diese Zellen zu wandern an (s. Fig. 20) und erreichen endlich die in Fig. 19 angegebene Grösse. (Sämmtliche Figuren sind mit Zeiss' Immers. $\frac{1}{12}$ oc. 2 gezeichnet.) Die letzte grosse Zelle ist dargestellt wie sie auf der Stützlamele hingeleitet. Will man die Zellen in dem Zustande der Bewegung darstellen, so übergiesse

man den Zweig mit heisser Sublimatlösung. Es tritt dann momentan eine Fixirung der Zellen ein.

Das Protoplasma der Eier ist stets fein granulirt. Das Kernkörperchen zeichnet sich durch seine starke Lichtbrechung aus und macht das Auffinden der Eier sehr leicht.

II. Die Wanderung der Eier in das Gonophor.

Wenn bei *Plumularia* die Eier, welche aus dem Entodermepithel entstanden, bis zu einer gewissen Grösse herangewachsen sind, beginnen die Gonophoren sich zu bilden als Ausstülpungen des Coenosarks. An einem Punkte wachsen die Exodermzellen in die Länge und liefern ein Sekret, welches die Perisarkschichten auflöst, wie dies auch von Weismann¹⁾ bereits dargestellt ist. Nun erfolgt eine Ausstülpung des Coenosarks, welche in die Länge wächst und zugleich um sich die Ausscheidung einer neuen dünnen glashellen Chitinhülle fortsetzt. An ihrem Distalende bleibt die Exodermschicht in Verbindung mit der Chitinkapsel. Die Befestigung an der nicht überall anliegenden Hülle geschieht durch Pseudopodien, welche die Exodermzellen entsenden.

Bei *Pl. fragilis* enthalten dieselben eine Menge von Nesselkapseln; auch im Coenosark kommen dieselben vor. Nachdem nun das Gonophor angelegt ist, beginnt die Wanderung der Eizellen auf folgende Weise. Dieselben bewegen sich nach Art der Amöben auf der Stützlamelle hin, dieselbe als Unterlage nehmend, und sind von dem Entodermepithel überdeckt, wie es Fig. 3, Taf. XXV zeigt. Indem nun die Eizelle am Ende des Gonophors angelangt ist, beginnt eine Lage von Entodermzellen dieselben zu umwuchern, sodass jetzt das Ei, zu welchem sich noch andere vordem gesellt haben können, allseitig vom Entoderm umschlossen ist (Fig. 4). Die später einwandernden Eier gelangen unterhalb der ersteren zu liegen, sodass die Eier desto jünger sind, je näher sie der Basis des Gonophoren liegen. Indem nun auf allen Seiten des kreisförmigen Gonophors die Einlagerung von Eiern erfolgt, bleibt der Kanal in der Mitte liegen. Bei vielen Arten verzweigt sich jedoch derselbe und die Eier liegen dann von Kanälen eingeschlossen. Bei *Halecium* liegen die Eizellen jede von der anderen durch eine Zelllage abgegrenzt im Kreise um den Kanal. Innerhalb des Gonophoren muss nun die Befruchtung erfolgen.

¹⁾ Weismann a. a. O.

Die Spermatozoen dringen jedenfalls durch das Distalende des Gonophors ein, doch liegt hierüber keine sichere Beobachtung vor.

Was nun die Entstehung der Gonophoren anlangt, so geschieht dieselbe an beliebigen Punkten. Nach Weismann gewöhnlich da, wo die Eier in grosser Anzahl vorhanden sind. Es ist dies in der Tat auch oft nachzuweisen. Nichtdestoweniger findet man oft Gonophoren in ziemlicher Menge vor, wenn sich keine Eier oder Hodenzellen im Coenosark in der Nähe finden. Es scheint deswegen nicht unbedingt die Bildung der Gonophoren von dem Vorhandensein der Eier abzuhängen.

Merkwürdig ist die Bildung der Gonophoren bei den Aglaophenien. Hier entstehen dieselben sicher ganz unabhängig von den Eiern, denn es sind die Stellen schon bei der Entwicklung der Aeste bestimmt. Während die Aeste alternierend abgehen, sieht man wie hier und da nur ein Rudiment vorhanden ist. Dieses wächst zur Zeit der Entstehung der Geschlechtsstoffe zum Gonophor, das man hier Corbula, der Form wegen, nennt, sodass Gonophor und Aeste hier alternierend stehen. An dieser Stelle erwähne ich die eigentümlichen Körnerzellen, welche sich im Exoderm der Gonophoren finden (s. Figur 3). Sie sind vielleicht den Drüsenzellen zuzuzählen.

III. Die Furchung und die Bildung der Gastrula (Planula).

Die Furchung wurde nur insoweit verfolgt, als es sich um die Entstehung der Gastrula handelte, da mir eine solche durch Bildung von Delamination nicht warscheinlich schien.

Bei Tubularia ist dieselbe unten näher beschrieben. Bei einer Aglaophenia und verschiedenen Plumularien untersuchte ich dieselbe und konnte nirgends eine Gastrulabildung durch Invagination entdecken. Es scheint, dass bei allen Hydroidpolypen (mit Ausnahme von Hydra) auf die 2, 4, 8 u. s. w. Teilung eine Blastosphaera folgt, und nun eine äussere Zellschicht durch raschere Vermehrung der äusseren Zellen der Blastosphaera entsteht, welche das Exoderm vorstellt. So verläuft der Vorgang bei Tubularia und anderen untersuchten Plumularien. Bei Cordylophora hat Fr. E. Schultze ebenfalls eine Art Delamination dargestellt. Es scheint, dass die Planula stets durch einen Delaminationsvorgang gebildet wird. Bei einer Aglaophenia besteht die Planula aus einer äusseren pallisadenförmigen Schicht von Exodermzellen, und das Innere ist von den Entodermzellen ausgefüllt, die unregel-

mässig angeordnet sind. Die Planula gelangt in diesem Zustand mit einem Wimperkleid versehen zum Ausschlüpfen. Jetzt wächst dieselbe in die Länge (Fig. 22 u. 23) und bewegt sich vermittels ihres Wimperüberzuges um ihre eigene Axe rotirend im Wasser umher. Eine Höle im Inneren der Planula ist noch nicht zu unterscheiden, sie tritt erst auf kurz vor dem Festsetzen, wie an Schnitten zu constatiren ist. Das Exoderm besteht aus cylinderförmigen Zellen (s. Fig. 23) und sind Nesselkapseln schon vorhanden.

In seinen Untersuchungen über die Entodermbildung der Coelenteraten glaubt Metschnikoff den schon früher ausgesprochenen Satz aufrecht erhalten zu können, „dass sich bei den echten Coelenteraten die niederen Formen, one ein Gastrulastadium zu durchlaufen, entwickeln“. Aus seinen Beobachtungen, dass das Entoderm durch Teilung der Blastodermzellen entsteht, folgt dieser Schluss doch keineswegs. Wir halten die durch Delamination entstandene Planula der Hydroiden, — welche faktisch besteht — und in welchen die Furchungshöle fehlt, ebenso für eine Gastrulaform als wie die durch Epibolie oder einen anderen Modus entstandene Form. Die Delamination ist eine abgekürzte Entwicklungsform und jedenfalls aus der Invagination herzuleiten. Damit verträgt sich jedoch die Ansicht, welche Balfour aufstellt, dass nämlich die Planula die Wiederholung einer freien Vorfarenform der Coelenteraten sei, nicht. Er glaubt, dass diesen Vorfaren der Verdauungskanal gefehlt habe. Diese Ansicht scheint mir jedoch so vielen Bedenken zu begegnen, dass sie wol nie zu allgemeiner Anerkennung kommen wird. Angesichts des sonst allgemeinen Vorkommens einer Gastrula wird jedenfalls die Ansicht, welche die Planula für eine umgebildete Gastrula hält, in Geltung bleiben. Dass wir überhaupt bei den niedersten echten Coelenteraten sehr modificirte von dem ursprünglichen Typus abweichende Bildungen vor uns haben, sehen wir bei den Taeniolaten-Polypen, wo nahe verwandte Arten sich in der Entwicklungsweise vollkommen unterscheiden. Denn während die einen ein Planulastadium besitzen, fehlt dasselbe den nächst verwandten Arten und es kommt beispielsweise zur Bildung einer Actinula.

Durch die Tatsache der Delamination ist keineswegs, wie Metschnikoff glaubt, die Gastraeatheorie zum Wanken gebracht, denn die Planula ist eben eine Gastrulaform, und es heisst den Tatsachen Gewalt antun, wenn man sie einer Theorie zu Liebe in so gezwungener Weise deuten will.

Nach Metschnikoff darf man überhaupt nicht von einer Gastrula reden, sobald Blastoporus und Furchungshöle fehlen. Wenn derselbe Autor bei diesem Satze stehen bleibt, ist ein Streiten aussichtslos und nutzlos, denn wir glauben auch dann noch von einer Gastrula sprechen zu dürfen, sobald es warscheinlich gemacht werden kann, dass das Fehlen beider Bildungen erst sekundärer Natur ist. Wir bezeichnen deshalb als Planula die durch Delimination entstandene abgeänderte Gastrulaform.

Die Verwandtschaft der Hydroidpolypen mit den Siphonophoren und Anthozoen, nebst Stammbaum derselben.

Wenn wir in den nächsten Zeilen über die Verwandtschaft der Polypen mit den Siphonophoren handeln werden, so brauchen wir nicht zur Entwicklungslehre Zuflucht zu nehmen, um Beweise für dieselbe herbeizubringen, sondern fassen einfach auf den übereinstimmenden Bau der Siphonophorenpolypen mit denen der mit Taeniolen versehenen Polypen. Betrachten wir die Leibesschichten eines höheren Polypen und eines Siphonophorenpolypen, so tritt uns der übereinstimmende Bau beider in die Augen. Hier wie dort haben wir die Längswülste, hier wie dort eine entodermale Muskulatur. Die Stützlamelle hat weder bei Siphonophoren noch bei Polypen Teil genommen an diesen Bildungen, wie etwa bei dem Scyphostoma und der Spongien bewohnenden Spongicola es der Fall ist. Bei den Siphonophoren sind nicht etwa einzeln Polypen mit Taeniolen versehen, sondern, wenn zum Beispiel zwei verschiedene Arten derselben vorkommen, wie es bei *Verella* der Fall ist, so besitzen beide diese Wulstbildungen. Der Bau der Zellen ist vollkommen übereinstimmend bei Taeniolaten und Siphonophorenpolypen.

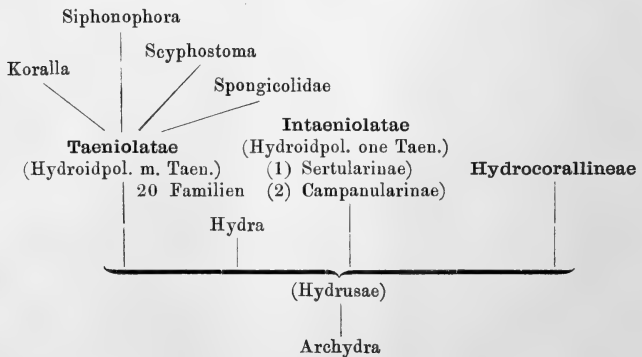
Von E. Haeckel ist die Ansicht aufgestellt worden, dass die Siphonophoren von den Anthomedusen abgeleitet werden müssen. Nun sind aber die Anthomedusen in Generationswechsel mit den Taeniolatenpolypen und erfährt somit diese Annahme eine neue Bestätigung, indem die Polypen beider Gruppen im Bau übereinstimmen.

Wir haben demnach die Siphonophoren, welche wir als Tierstöcke ansehen, welche aus Anthomedusen und Taeniolaten ge-

bildet sind, von den letzteren abzuleiten. Bei den Anthozoen, und zwar wollen wir nur die Actinien näher ins Auge fassen, haben wir bei den entwickelten Tieren weit complicirtere Bildungen vor uns. In der Entwicklung wird jedoch ein Stadium durchlaufen, welches zu einem Vergleiche herangezogen werden kann. Die junge Larve mit ihren vier primären Taeniolen (oder Septen) recapitulirt den Bau eines Taeniolaten. Der Unterschied besteht nur darin, dass die Wülste in bestimmter Anzal angelegt sind und dass sich die Stützlamelle bereits an denselben beteiligt. Da letzteres jedoch auch bei den Spongicoliden der Fall ist, so steht es nicht als Ausnahme dar.

Um kurz zusammenzufassen, haben wir als Ausgangspunkt eine unserer Hydra ähnliche Form anzunehmen. Nach der einen Seite hin haben sich die Intaeniolaten (Campanularinae und Sertularinae) entwickelt, nach der anderen Seite entwickelten sich Polypen mit Längswülsten, von denen als Seitenzweig die Spongicoliden und die Scyphostomen zu betrachten sind, während als ein anderer Seitenzweig die Aktinien anzusehen sind. Von Taeniolaten, welche Medusen gebildet hatten, zweigten sich die Siphonophoren ab.

Wenn wir nun diese dargelegten Ansichten in einen Stammbaum zusammenstellen wollen, so wird derselbe folgendes Bild geben:



Das System der Hydroidpolypen.

Wenn wir die bisherigen Systeme durchmustern, so finden wir nur das einzige von Hincks, welches er seinen „British Hydroid Zoophytes“ zu Grunde gelegt hat, das der Beachtung verdient. Auch Allman hat sich demselben angeschlossen.

Das eben erwänte System von Hincks ist ein künstliches. Er stützt sich auf äussere Merkmale, nämlich auf die Bildung der Skelettröten, nicht aber auf anatomische und histologische Tatsachen, da dieselben eben zu jener Zeit noch nicht bekannt waren.

Allman hat in neuester Zeit¹⁾ die Hydroidpolypen eingeteilt in die beiden Subordnungen der Gymnoblastea und Calyptoblastea. Letztere hat er nur in zwei Tribus geteilt in die Campanularinae und Sertularinae.

Worauf haben wir aber ein natürliches System bei diesen Polypen zu gründen?

O. und R. Hertwig glaubten auf die Entstehung der Geschlechtsstoffe eine solche Einteilung vornehmen zu können und schieden die Coelenteraten in zwei Gruppen als Exo- und Entocarpen. Bei den ersteren sollten die Geschlechtsorgane im Exoderm, bei letzteren im Entoderm entstehen. Es zeigte sich jedoch bald, dass eine solche Einteilung nicht durchführbar sei. Auch nicht einmal für kleinere Gruppen ist eine Einteilung nach der Entstehung der Geschlechtsorgane möglich. Denn wollten wir zum Beispiel nach diesem Princip die Hydroidpolypen gliedern, so würden nächst verwandte Arten getrennt werden, ja eine Art würde zerrissen werden, sobald die männlichen Geschlechtsprodukte in einem anderen Keimblatte als die weiblichen entstanden.

Hiermit ist die Unzulänglichkeit dieser Einteilung bewiesen.

Ein anderer Gedanke wäre der, der Systematik den Generationswechsel zu Grunde zu legen und zu unterscheiden zwischen Polypen, welche Medusen erzeugen und solchen, welche nur polypoide Gonophoren hervorbringen. Doch auch eine solche Einteilung ist zurückzuweisen, da wir dem Generationswechsel keine systematische Bedeutung zuerkennen können, da er bei verschiedenen Polypen zu verschiedenen Zeiten unabhängig wird entstanden sein. Dann würden auch bei dieser Einteilung nahe verwandte

¹⁾ Allman, Report of the Hydroids of the Gulf Stream. Cambridge 1877.

Formen, wie *Corymorpha* und *Monocaulis* zum Beispiel von einander getrennt werden, da bei der ersteren Medusen zur Bildung kommen, bei letzterer jedoch nicht. Eine andere Einteilung, nach welcher die Hydroidpolypen in 2 Gruppen geschieden würden¹⁾, je nachdem die Eier und Hoden im Coenosark oder in Geschlechtskapseln entstehen, ist ebenfalls nicht durchführbar, da dann im System zum Beispiel nahe verwandte Gattungen wie *Eudendrium* und *Tubularia* getrennt werden würden.

So bleibt uns denn nur allein übrig die Systematik auf die Anatomie und Histologie zu begründen. Wenn wir dies nun im Folgenden tun werden, so wird es auffallen, wie unsere auf den histologischen Bau gegründete Einteilung im Grossen und Ganzen übereinstimmt mit der von Hincks und Allman. Die Idee, das künstliche System auf die Bildung des Skelettes zu gründen, ist insofern als glückliche zu bezeichnen, da eine Wechselwirkung zwischen Perisarkbildung und der Entwicklung der von demselben umschlossenen Polypen besteht. Bei der einen Gruppe, den Thecaphora von Hincks, ist das Skelett am weitesten ausgebildet, indem Hüllen für die einzelnen Polypen gebildet sind. Indem aber die Polypen auf diese Weise gegen die Aussenwelt geschützt waren, passten sie sich nicht weiter an und blieben auf der erreichten Entwicklungsstufe stehen. Diejenigen Polypen jedoch, welche die Schutzbecher nicht besitzen, behielten ihre freiere Bewegung bei und vervollkommneten sich allmählich im Kampfe mit den sie umgebenden Elementen.

Wir teilen die Hydroidpolypen naturgemäss in zwei Gruppen und zwar in solche, bei welchen sich keine Längswülste oder Taeniolen im Magen gebildet haben und in solche, bei welchen dieselben zur Bildung gekommen sind. Die ersteren stellen wir den letzteren als Taeniolatae zu bezeichnenden als Intaeniolatae gegenüber. Die Intaeniolatae fallen mit der von Allman als Calyptoblastea bezeichnenden und von Hincks als Thecaphora benannten Gruppe zusammen.

Die Taeniolaten bilden die Allman'schen Gymnoblastea oder die Hincks'schen Athecata.

Die Intaeniolaten zerfallen in zwei Gruppen, in die Campanulinae und Sertularinae. Zu ersterer gehören die Campanularia- und Haleciumarten, während die letztere die Familien der Sertulariden und Plumulariden umfasst, denen Allman noch als dritte Familie die Gramaridae zugesellt.

¹⁾ vergl. Weismann, Zool. Anz. 1880/81.

Für die Süßwasserform *Hydra* und *Protohydra*, deren Vorkommen als selbständige Form jedoch noch bezweifelt wird, richten wir unter den Intaeniolaten eine besondere Familie ein, oder wir können eine Ordnung als *Hydrariae* den Intaeniolaten und Taeniolaten gegenüberstellen und als einzige Familie die *Hydridae* mit den Gattungen *Hydra* und *Protohydra* (?) aufstellen.

In jedem Falle darf jedoch *Hydra* nicht mehr zu den Taeniolaten gestellt werden, wie es Claus¹⁾ tut, wenn er sie zu den *Gymnoblaster* als erste Familie stellt.

Das System der Hydroidpolypen wird sich also etwa folgendermassen gestalten.

Die Hydroidpolypen sehen wir an als die erste Legion der als Polypen oder *Hydrusae* bezeichneten Klasse der Coelenteraten, während die zweite von den Korallenpolypen (*Hydrocoralla*) gebildet wird.

Klasse.	Legion.	Ordnungen.
Polypen	1) Hydroidpolypen, Hydromenae s. Hydroidpolypi.	1) Intaeniolatae.
Hydrusae		2) Taeniolatae.
s. Polypi.		3) Milleporidae.
	2) Korallpolypen s. Hydrocoralla.	4) Stylasteridae.

I. Legion: **Hydropolypi.**

1. Ordnung: **Intaeniolatae**, Polypen ohne Magenwülste. Das Skelett bildet Kapseln für die Polypenpersonen.

1. Familie: *Hydrinae*, Gattung: *Hydra*, *Protohydra* (?).
2. „ : *Campanularinae*, Gattung: *Campanularia*, *Obelia*, *Lafoea*, *Leptoscyphus* u. s. w.
3. „ : *Sertularinae*, Gattung: *Sertularia*, *Antennularia*, *Plumularia*, *Aglaophenia*.

2. Ordnung: **Taeniolatae**.

1. Unterordnung: **Acolloblastae**. Die Stützlamelle ist nicht bei der Bildung der Taeniolen beteiligt.

1. Familie: *Clavidae*, Gattung: *Turris*, *Clava*, *Corydendrium*, *Cordylophore*.
2. „ : *Corynidae*, Gattung: *Coryne*, *Syncoryne*, *Zanclea*.
3. „ : *Atractylidae*, Gattung: *Atractylis*, *Perigonimus*, *Garveia*, *Dicoryne*, *Bimeria*, *Bongainvillia*, *Diplura*.

¹⁾ Claus, Lehrbuch der Zoologie p. 260.

4. Familie: *Eudendridae*, Gattung: Eudendrium.
 5. „ : *Hydractinidae*, Gattung: Hydractinia.
 6. „ : *Podocorynidae*, Gattung: Podocoryne, Corynopsis.
 7. „ : *Cladonemidae*, Gattung: Cladonema.
 8. „ : *Nemopsidae*, Gattung: Nemopsis.
 9. „ : *Pennaridae*, Gattung: Pennaria, Stauridium, Vorticlava etc.
 10. „ : *Cladocorynidae*, Gattung: Cladocoryne.
 11. „ : *Myriotheidae*, Gattung: Myriothea.
 12. „ : *Clavatellidae*, Gattung: Clavatella.
 13. „ : *Monocaulidae*, Gattung: Monocaulii.
 14. „ : *Tubularidae*, Gattung: Tubularia, Corymorpha, Ectopleura, Hybocodon, Amalthaea, Acaulis.
2. Unterordnung: **Colloblastae**. Die Stützlamelle ist bei der Bildung der Taeniolen beteiligt.
1. Familie: *Spongicolidae*, Gattung: Spongicola.
 2. „ : *Scyphostomidae*.

Zweiter Teil.

Ordnung: **Taeniolatae**.

Das Genus **Tubularia**.

Tubularia coronata,
 „ „ larynx,
 „ „ mesembryanthemum.

Die drei genannten Arten dienten zur Untersuchung. Wir beginnen, ehe wir das fertige ausgewachsene Tier untersuchen, mit der Entwicklungsgeschichte derselben.

Obgleich dieselbe von Ciamician ¹⁾ dargestellt ist, und zwar sehr ausführlich, schien dieselbe doch von neuem in Angriff genommen werden zu müssen, da ich dieselbe für nicht richtig ansehen musste, nachdem ich sämtliche übrigen Angaben desselben Forschers als falsch erkannt hatte. Umsomehr war man hierzu be-

¹⁾ Ciamician, a. a. O.

rechtigt, als bereits Balfour¹⁾, auf Angaben Kleinenbergs gestützt, Zweifel gegen die Darstellung Ciamicians aufgeworfen hatte.

Nach dem Abschluss meiner Untersuchungen erschien eine Abhandlung von Metschnikoff²⁾, in welcher gleichfalls die Darstellung des genannten Autors als falsch zurückgewiesen wird.

Embryologie.

Das reife Ei von *Tubularia* besteht aus zwei Teilen, aus einer äusseren Schicht von homogenen Protoplasma und einer inneren Schicht, welche aus einem Netzwerk von Protoplasma besteht. In demselben liegen die Pseudozellen Kleinenbergs eingestreut, welche stets durch ihre dunklere Färbung hervortreten. Um die zwei Schichten des Eies zu erkennen, ist es nötig, Schnitte zu fertigen. Das Ei bietet also denselben Bau dar, wie die Eier der Medusen und Siphonophoren.

Der Zweiteilung des Eies folgt eine Vierteilung und so fort. Das Ende der Furchung führt zu einem Zellcomplex von gleichen Zellen one Höle im Inneren (Fig. 11). Jetzt beginnen nun die äusseren Zellen des kugligen Embryos rascher sich zu vermehren. Man trifft jetzt in der äusseren Schicht eine Menge von Kernen an, welche die Kerne der neu entstehenden Exodermis sind. Fig. 13 zeigt auf dem Querschnitt einen als Planula zu bezeichnenden Embryo. Während sich die Exodermis auf diese Weise bildet, wird die innere Zellschicht zu dem Entoderm. Hierbei entsteht die Magenöhle im Centrum. Die Entodermzellen besitzen jetzt schon ihre typische Gestalt. Es sind cylinderförmige Zellschläuche, in denen die Vacuolen schon deutlich hervortreten.

Nach der Anlage der Furchungshöhle treten an dem Embryo zunächst zwei Tentakel, welchen aber sofort die übrigen folgen, auf. Mit dem Auftreten der Tentakeln erfolgt der Durchbruch des Mundes, welcher in Gestalt eines Kreuzes sich anlegt (Fig. 8). In dieser Form schlüpft der jetzt als Actinula bezeichnete Embryo bei *T. coronata* aus. Er besitzt bei dieser Art eine eiförmige Gestalt. Ungefähr in der Mitte desselben sind die Tentakel inseriert, deren sich bald sechs, acht, ja bis zwölf finden können. Bereits wenn die Actinula noch im Gonophor weilt, entstehen die

¹⁾ Balfour, Vergl. Embryologie. p. 148.

²⁾ Metschnikoff, Vergleichend-embryologische Studien p. 433. Zeitschrift f. wiss. Zoologie 1881.

Nesselkapseln im Exoderm. Das Exoderm besteht am Aboralpol aus langen pallisadenförmigen Zellen, welche nach den Tentakeln hin an Höhe abnehmen, während dieselben am Pol selbst ihre grösste Höhe erreichen.

Das Entoderm der Tentakel besteht jetzt aus einer Reihe von Zellen, den „chordaähnlichen“ Zellen. Während dieselben in dieser Entwicklungsstufe noch in einer Reihe liegen — dies ist der persistirende Zustand für die übrigen Hydroidpolypen — wird die Lage derselben in Folge unregelmässiger Teilung unregelmässig. Man findet erst zwei, dann mehrere nicht mehr unterscheidbare Reihen vor. In gleicher Zeit bildet sich der „Aboralwulst“, wie wir denselben im Gegensatz zu der am Munde vorkommenden und als Oralwulst zu bezeichnenden Bildung nennen wollen. Derselbe besteht aus denselben Zellen wie die Axe der Tentakel. Fig. 4 zeigt uns einen Radialschnitt durch eine *Actinula*, während Fig. 5 uns einen Tangentialschnitt vorstellt, um die Lage des Wulstes zu erkennen. Derselbe ist von dem eigentlichen Entoderm durch ein feines Häutchen, die Stützlamelle, abgegrenzt, ebenso wie von dem Exoderm. An der in Figur 2 abgebildeten *Actinula* sind die Muskelfibrillen bereits deutlich zu unterscheiden. Zugleich ist jetzt am Aboralpol ein dünnes Häutchen zu erkennen, das als helle Membran sich deutlich abhebt. Dieses Häutchen ist ein Produkt der pallisadenförmigen Aboralzellen und stellt die erste Anlage des Perisarkes vor. Sehen wir aber nun die weitere Entwicklung der *Actinula* von *T. coronata* an! Der Aboralpol wächst mehr und mehr in die Länge, während eine Einschnürung oberhalb der Tentakeln auftritt. An dem Oralpol bilden sich in der Umgebung der Mundöffnung vier kleine Höcker. Das Häutchen am Aboralpol ist mächtiger entfaltet und erstreckt sich weiter als im vorhergehend geschilderten Zustand, wo er nur als kleine Kappe dem Aboralpol aufsass.

Im folgenden Stadium sind die vier Höcker gewachsen. Es ist Exo- wie Entoderm deutlich zu unterscheiden. Jetzt sind auf denselben, den vier primären Mundtentakeln, bereits Nesselkapseln in ziemlicher Anzahl zu erkennen.

Was die Stützlamelle anlangt, so ist dieselbe erst jetzt deutlich wahrnehmbar. Sie scheint von allen Geweben am letzten zu entstehen.

Während wir eben die Bildung der *Actinula* von *T. coronata* schilderten, so wollen wir jetzt dieselbe von *T. mesembryanthemum*

widergeben. Obgleich beide Arten sich kaum im histologischen Bau unterscheiden, ist die Bildung ihrer Embryonen verschieden.

Während nämlich bei *T. coronata* die Entstehung der Oral tentakel im Wasser erfolgt, so verlässt die *Actinula* der anderen Art erst nach Bildung der vier primären Mundtentakel das Gonophor. Auch in ihrer Gestalt unterscheidet sie sich von der der ersteren Art (vergl. Fig. 10). Nachdem nun die *Actinula* eine Zeit lang auf dem Boden des Gefässes sich vermittle der Tentakeln bewegt hat, (Wimpern fehlen ihr stets, bei keiner Art ist die *Actinula* bewimpert) setzt sie sich vermittle ihres Aboralpoles fest (Fig. 11). Sie wächst nun bedeutend in die Länge (Fig. 13). Es entwickelt sich jetzt das Chitinskelett, welches bis unterhalb der Aboral tentakeln reicht. Der Oralwulst erreicht bald seine grösste Mächtigkeit und in kurzer Zeit hat der Polyp seine vollkommene Grösse erreicht.

Bevor wir nun die Histologie der ausgewachsenen Polypen geben, wollen wir kurz die Entstehung der Gonophoren, in welchen die Eier gebildet werden, betrachten.

Oberhalb der Aboral tentakeln bilden sich Ausstülpungen der Magenöhle, welche also aus Exo- und Entoderm bestehen, und auch die Stützlamelle mit einschliessen. An dieser Aussackung, welche bald als Stiel erscheint — in Folge des Längswachstums — entstehen secundär die eigentlichen Gonophoren wiederum durch Ausstülpung des Exo- und Entoderms. Eine Stützlamelle tritt hier nicht auf. Der Stiel, an welchem die Gonophoren sitzen, wird von Allman als Gonoblastidium bezeichnet. Die Bildung der Eier und Sperma aus dem Exoderm ist in neuester Zeit von Weismann bei *T. mesembryanthemum* bestätigt worden. Ich habe bei *T. coronata* dieselbe verfolgt und geschieht sie in folgender Weise. Das Exoderm der Holknospe, so können wir die Ausstülpung des Gonoblastidiums nennen, beginnt am Distalende zu wuchern und drängt in Folge dessen die Entodermzellen nach innen. Die Exodermzellen werden nach und nach von der äusseren Exodermschicht abgeschnürt, indem das Entoderm dieselben umschliesst (*gf*). Jetzt wuchern die zurückgedrängten Zellen des Entoderm in die Exodermverdickung und stellen den sogenannten Spadix her. Die Exodermzellen, welche in ihrem Inneren eine Höhlung zeigen, sitzen in Form einer zweischichtigen Kappe auf dem Spadix. Die Entstehung der Geschlechtsstoffe verläuft ganz wie bei *Hydractinia*¹⁾. Aus der mit *ex*³ in Fig. 2 u. 3 bezeich-

¹⁾ Die Darstellung Ciamicians ist auch in diesem Punkte

neten Schicht entwickeln sich die Geschlechtsstoffe. Fig. 3 stellt ein späteres Stadium dar. Die dunkel gehaltene Partie sind die Geschlechtszellen.

Das medusoide Gonophor ist jetzt dreischichtig. *ex*¹ ist die ursprüngliche primäre Exodermschicht. Mit *gf* ist die der Gefäßlamelle homologe Zellschicht des Entoderm bezeichnet. Mit *ex*² ist die dritte Schicht, von Allman als Enthoteca benannt, bezeichnet. Ihre Entstehung wird aus Fig. 2 deutlich. Die Gefäßlamelle ist stets einschichtig.

Auf die Homologieen, welche zwischen Meduse und medusoidem Gonophor bestehen, ist bereits oben aufmerksam gemacht worden, sodass wir hier nur darauf verweisen.

Bei *T. coronata* entwickelt sich immer nur eine Zelle zur Eizelle. Bei den anderen Arten wie *T. mesembr.* findet man jedoch in einem Gonophor deren mehrere in verschiedenen Entwicklungszuständen vor. Während sich die Eizellen ausbilden, treten am Distalende des Gonophors vier Verdickungen auf; es entstehen vier vom Exoderm überzogene Höcker. Zugleich tritt zwischen denselben eine Oeffnung auf, durch welche später die Actinulae aus schlüpfen. Bei *T. mesembr.* und *larynx* erfolgt die Bildung der Oeffnung durch das Hervorwachsen der Spadix. Derselbe durchbricht die beiden Zellschichten. Bei *T. coronata* ragt der Spadix niemals zur Oeffnung heraus, da er nie bis zu solcher Länge anwächst. Er findet sich in vielen Fällen von dem Embryo ganz auf die Seite gedrängt. Das Verlassen des Gonophors durch den Embryo geschieht gleichfalls auf verschiedene Weise. Bei *T. coronata* verlässt derselbe das Gonophor, indem er mit dem Aboralpol herausschlüpft, während er bei den anderen Arten (*larynx*, *mesembr.*) mit den Tentakeln zuerst heraustritt. Noch ist zu erwähnen, dass bei *T. mesembr.* sich acht Höcker um die Oeffnung finden, und zwar bei den weiblichen Gonophoren deutlich ausgeprägt, während sie an den männlichen kaum angelegt sind.

Histologie und Anatomie der ausgebildeten Polypen.

Gehen wir nun zu der Betrachtung der ausgebildeten Polypen über! Betrachtet man einen Polypen von aussen, so treten zwei Wulstbildungen uns entgegen; von jedem entspringen die Tentakel.

falsch. Nach ihm soll sich die Entoderm lamelle als zweischichtig anlegen u. s. w.!

Von dem oberen, als Oralwulst zu benennenden, gehen die Oral-tentakeln ab, während an dem unteren weit grösseren Aboralwulst, wie wir ihn nennen wollen, die Aboraltentakel inseriren. Unterhalb dieser Tentakeln geht der Körper nicht sofort in den Stiel über, sondern bildet nach einer circulären Einschnürung eine ampullenförmige Erweiterung, um dann erst in den Stiel überzugehen. Das Perisark reicht bis unterhalb dieser knopfförmigen Erweiterung.

Die Gewebe der Tentakel, welche bisher allein Gegenstand von Untersuchungen gewesen sind, sind folgende. Zunächst haben wir die gewöhnlichen Exodermzellen zu erwähen, zwischen denen die interstitiellen Zellen sich reichlich vertreten vorfinden. Auf diese Zellschicht folgt eine Schicht von parallel mit der Tentakel-axe verlaufenden Muskelfibrillen; jede Fibrille besitzt ihren Kern von Protoplasma umgeben. Derselbe liegt in der Mitte der stets glatten Muskelfaser. Bereits Allman¹⁾ hat diese Muskeln gesehen. Niemals kommt es jedoch zur Bildung von Quermuskelfibrillen, wie solche Ciamician sogar isolirt zu haben vorgiebt und abbildet!

Was derselbe als Quermuskeln angesehen hat, sind die Zellgrenzen des Axengewebes. Bei *Tubularia* liegen die Zellen dieses Bindegewebes nicht wie Geldrollen aneinander, sondern sind in unregelmässiger Lage vorhanden. An gefärbten Präparaten kann man nun in der Tat zu der Ansicht verleitet werden, dass hier Quermuskeln vorliegen. Doch hält einen hiervon schon die Stärke dieser vermeintlichen Muskeln ab, sie als solche zu deuten. Die Stützlamelle ist ein dünnes strukturloses Häutchen, welches im Distalende des Tentakels blindsackartig endet. Das grossblasige Bindegewebe besprechen wir weiter unten.

Der Oralwulst, welcher in einer starken Entwicklung einer von dem Entoderm ausgeschiedenen Bindesubstanz besteht, beruht in seinem oberen Teile darauf, dass die Tentakel nicht sofort vom Körper ausgehen, sondern erst eine Strecke nebeneinander noch in Verbindung herlaufen, um erst dann frei nach aussen zu divergiren. Ein Blick auf die Schnitte *ab* in Fig. 2 und Fig. 3 macht dies klar. Erstere Figur zeigt die Tentakel, welche noch nebeneinander verbunden herlaufen. An jedem Tentakelquerschnitt erkennt man

¹⁾ Allman, A monograph of the Gymnobl. or Tubularian Hydroids p. 206/7.

das Exoderm mit seinen Muskelfasern, während innen von der Stützlamelle umschlossen die grossblasigen Zellen liegen.

Betrachten wir jetzt einen Querschnitt, der durch den Polypen der Basis näher gelegen geführt ist, so sieht man, wie das Gewebe des Wulstes an Dicke abgenommen hat, und dass beide Stützlamellen zuletzt miteinander verschmelzen (s. d. Längsschnitt Fig. 1). Jetzt ist der Körper bis an die Basis der Aboraltentakel aus den drei typischen Schichten, Exo-, Entoderm und Stützlamelle zusammengesetzt.

Der Aboralwulst hat eine weit grössere Mächtigkeit erlangt, als der erstere. Er lässt in seinem Centrum nur einen kleinen Kanal, welcher von dem Entoderm ausgekleidet ist, und welcher von dem Magen der Polypen nach der Knopfhöle führt.

Diese grossblasigen Zellen der beiden Wülste sind von derselben Beschaffenheit wie die „chordaähnlichen Zellen“ in der Tentakelaxe der Setularien, Campanarien und der übrigen Polypen.

Das Entoderm, welches die Holräume auskleidet, zeigt folgende Bildungen. Schon, wenn man einen Polypen von aussen bei mässiger Lupenvergrösserung betrachtet, erkennt man Längsstreifungen an demselben, welche Längswülsten im Entoderm entsprechen. Am Hypostom erheben sich meist fünf Längswülste, welche auf ihrem Wege nach der Basis der Polypen zu sich verzweigen. Sie erreichen ihre grösste Entwicklung vor der Mitte der Polypens, um dann sich zu verzüngen und an der Stelle, wo die Gonophoren entspringen, in das einschichtige Epithel überzugehen. Die Zellen dieser Längswülste oder Taeniolen sind in die Länge gewachsene Zellen, deren Kern, vom Plasma umhüllt, meist in dem dem Magen zugewendeten Zellteile liegt. In diesen Zellen sind Farbstoffconcremente der verschiedensten Art abgelagert.

Während die Gastralhöhle ihre grösste Ausdehnung oberhalb des Aboralwulstes erreicht, führt ein kleiner Canal in den Knopf. Innerhalb desselben findet man die Zellen oft zottenförmig ausgestreckt. Sie sind auch hier dicht mit Farbstoffpartikelchen angefüllt.

Die Querschnitte in Fig. 5 und 6 brauchen keine weitere Erläuterung, da sie verständlich sind, sobald man den in Fig. 1 gegebenen Längsschnitt mit betrachtet.

Während das Entoderm in der verschiedensten Weise modificirt ist, erleidet das Exoderm nur im „Knopf“ eine Aenderung (Fig. 7). Es bildet hier gleichfalls einen Wulst, der dadurch zu Stande kommt, dass das ganze Exoderm in Falten gelegt ist.

Die Stützlamelle reicht in Zipfeln in dieselben hinein. Eine weit gewaltigere Entwicklung hat das Exoderm bei *T. coronata* (s. die Figur), wo oberhalb der eingefalteten Parteen eine Lage von Exodermzellen mit Nesselkapseln sich vorfinden. Diese Lage ist in der Figur weggelassen.

Die Entodermzellen, welche an ihrer Basis Muskeln ausgeschieden haben, besitzen im Knopfe die schon oben geschilderte Anordnung. Die Muskeln sind hier von ganz besonderer Entwicklung.

Das Verhalten der Stützlamelle wird aus der Figur 1 ersichtlich. Sie trennt stets das Gewebe der Wülste sowol vom Entoderm als dem Exoderm.

Podocoryne carnea.

Diese Art ist bereits Gegenstand einer besonderen Abhandlung¹⁾ gewesen, in welcher jedoch nur die an Situspräparaten gewonnenen Resultate berichtet werden.

Die einzelnen Polypen sind vermittels eines Wurzelskelettes auf gemeinsamer Unterlage befestigt. Sie überziehen meist die Schalen von Schnecken, welche von Eupagurusarten bewont werden.

Aus dem Wurzelskelett ragen zunächst die Närtiere hervor, die Trochopolypen. Zwischen ihnen stehen kleine Spitzen, welche vom Chitinskelett gebildet werden und von Grobben als rückgebildete Trochopolypen angesehen werden. Zwischen beiden Gebilden, den Polypen und den Skelettspitzen, finden sich die von Allman als Spiralzoid benannten rückgebildeten Polypen vor, welche ihren Mund nebst Tentakelkranz verloren haben. Sie gleichen schwingenden Peitschen und sind als die Polizei des Stockes, als Wehrtiere anzusehen.

An den Trochopolypen treten schon bei äusserer Betrachtung am Hypostom mit der Axe parallel verlaufende Streifen auf. Grobben sagt: „Vier dunkle wie Leberstreifen aussehende Körper, welche am Hypostom vorkommen, sind nichts anders als vier Falten, die das Exoderm bildet, sobald sich die Mundöffnung schliesst“.

Dem ist zu entgegnen, dass erstens diese „Leberstreifen“, wie er sie nennt, nicht durch Faltung entstehen, sondern fest bestehende Bildungen sind, und zweitens, dass sie nicht vom Exo-

¹⁾ C. Grobben, *Podocoryne carnea*.

derm sondern vom Entoderm gebildet werden! Von seiner irrigen Ansicht hätte sich der Verfasser der genannten Arbeit leicht überzeugen können, wenn er einen Querschnitt durch das Tier angefertigt hätte.

Das Entoderm springt am Hypostom in meist fünf (nie vier) konischen Verdickungen nach innen vor. Es sind dies dieselben Taeniolen wie sie bei dem Genus *Tubularia* vorhanden sind. Auch hier verzweigen sich dieselben in mannichfacher Weise. In der ungefähren Mitte des Polypen erreichen sie ihre grösste Mächtigkeit, um dann mehr und mehr abzunehmen. Nachdem diese Taeniolen das Hypostom verlassen haben, bilden sie zottenförmige Ausstülpungen, wie auf dem Längsschnitt schön hervortritt. (Figur 3 Tafel XX).

Die Taeniolen werden am Hypostom von mit äusserst geringem Durchmesser besitzenden Zellen gebildet. Niemals finden sich Concremente von Farbstoffen in denselben vor. Erst in den weit grösseren Zellen der Wülste des Körpers treten dieselben auf. Der Bau der Zellen ist derselbe wie bei den Tubularien. Echte Drüsenzellen mit körnigem Inhalt finden sich auch hier wie bei *Tubularia* vor, wo wir sie nicht näher erwähnt haben, da sie bereits im ersten Teil eingehend besprochen wurden.

Die Stützlamelle beteiligt sich auch bei diesen Taeniolen nie. Je näher die Taeniolen der Basis der Polypen kommen, desto mehr nehmen die Zellen an Grösse ab, um endlich in einfache cylinderförmige Entodermzellen überzugehen, wie es in Fig. 4 dargestellt ist.

Die Tentakel, deren 10 bis 15 sich finden, gehen unmittelbar vom Polypenleib ab. Es findet sich nichts den Wulstbildungen des Genus *Tubularia* an die Seite zu stellendes. Die Axe besteht aus den bekannten Chordazellen.

Was nun den Bau der Spiralzoids anlangt, so stellen dieselben hohle vom Entoderm ausgekleidete Schläuche vor. Ihre Distalenden sind dicht mit Cnidozellen besetzt. Ihre Muskulatur ist ganz besonders entwickelt, doch kommen nur Muskelfibrillen vor, welche mit ihren Bildnerinnen, den Exodermzellen noch in Verbindung stehen, wie es auch am Körper der Fall ist. Die Stützlamelle bietet nichts bemerkenswerthes dar. Besonders deutlich trat auf Längsschnitten die Ringmuskulatur des Hypostoms hervor.

Von Nesselkapseln kommen die beiden Arten vor, Makro- wie Mikrocnidien.

Was über den Bau sonst noch zu sagen wäre, findet sich bei Grobben vor. Seine Darstellung der Entodermzellen entspricht selbstverständlich nicht den Tatsachen.

Wir wollen zum Schluss noch erwähnen, dass der Körper der Podocoryniden vollständig nackt ist. Die von Grobben beschriebene feine Cuticula, welche den ganzen Körper, Tentakel und Hypostom umkleiden soll, ist doch wol der helle ferne Grenzraum der Exodermzellen, wie er hier und bei Syncoryne besonders deutlich hervortritt. Bei letzterer Art wurde er von Fr. E. Schultze ¹⁾ beschrieben.

Podocoryne Haeckelii. n. sp.

Diese neue Art überzieht meist kleine Körper, wie kleine Steine, abgebrochene Aestchen, doch kommt sie auch oft mit Syncoryne zusammen vor und bildet dann einen hellrosa Ueberzug auf weite Strecken hin.

Die Polypen sind viel kleiner als bei der vorhergehenden Art. Sie erreichen im ausgestreckten Zustande nur die Grösse von 2 mill. Die Farbe ist hellrosa bis weiss.

Es finden sich die Trophopolypen, die Spiralzoids oder Machopolypen und drittens auch die Skelettpolypen vor. Die Figur 15 zeigt uns die Polypen, wie sie auf einem runden abgebrochenen Aestchen sitzen.

Diese Art ist besonders wichtig, da die Tentakel bereits in bestimmten Radien erscheinen.

Der Mund ist stets vierlappig. Wir unterscheiden die Radien des Mundkreuzes als die vier Perradien. In diesen 4 Perradien legen sich die 4 primären Tentakel an. Diese vier primären Tentakel überragen die nun entstehenden 4 nächsten Tentakel stets an Grösse. Die 4 secundären Tentakel legen sich in den Interradien an und zwar kommen sie etwas tiefer zu stehen als die ersteren (siehe Figur 15). Die meisten Polypen besitzen 8 Tentakel, von denen also 4 perradial und 4 interradianal liegen. Die nun folgenden Tentakel legen sich nicht in bestimmten Radien an, sondern entstehen beliebig an verschiedenen Orten. Ausser den 8 Tentakeln entstehen überhaupt nur noch 2 Tentakel. Nie besitzt ein Trophopolyp mehr als 10 Tentakel.

Während bei allen Polypen die Organe sich nicht in bestimmter

¹⁾ Fr. E. Schultze, Syncoryne Sarsii.

Anzahl anlegen, oder in bestimmten Radien liegen, wie bei den Medusen, so ist dies die einzige Art, bei welcher dies der Fall ist.

Im Entoderm laufen am Hypostom meist 4 Längstaeniolen herab, welche sich jedoch alsbald in mehrere teilen. Die Taeniolen sind schön entwickelt und schliessen sich im Bau an die der übrigen Taeniolaten an.

Es finden sich Epithelmuskelzellen vor, ebenso wie an den Machopolyphen. Letztere stehen auf einer höheren Entwicklungsstufe als die der Podocoryne carnea, da ihre Axe nicht hol ist, sondern mit Chordazellen ausgefüllt ist. In Figur 15 ist in b^2 ein Machopolyp in ausgestrecktem Zustande dargestellt, während in b^1 ein solcher contrahirt gezeichnet ist. Die Polypen können sich stark contrahiren. Ihre Tentakel sind ebenfalls stark zusammenziehbar, wie an dem mit a^1 bezeichneten Trophopolyp zu sehen ist. Die Skelettspitzen sind im Inneren von beiden Zellschichten ausgekleidet und besitzen einen blindsackartigen Kanal. Es ist ihnen also derselbe Bau wie denen der ersteren Art eigen.

Die Fortpflanzung zu erforschen ist leider nicht gelungen. Niemals fanden sich geschlechtsreife Tiere vor. Diese Art wird wie die vorhergehende jedenfalls Medusen aufammen.

Pennaria Cavolinii.

Von den Pennariden kommt im Golfe von Neapel nur diese eine Art vor, nicht aber auch *P. gibbosa*, wie Du Plessis¹⁾ fälschlich angiebt.

Diese Art bildet fächerförmige Stöcke. Von einem Hauptstamm gehen abwechselnd bald rechts bald links Zweige ab, auf welchen die einzelnen Personen sitzen. Der am Ende jedes Zweiges wie am Distalende des Hauptstammes sitzende Polyp ist grösser als die übrigen. Die Polypen sind von keulenförmiger Gestalt. Ihr Leib ist mit kleinen kurzen Tentakelchen gespickt, während an der Basis des Körpers ein Kranz von grossen Tentakeln sich befindet. Unterhalb desselben findet sich eine knopförmige Verdickung, unter welcher das Chitinskelett beginnt, welches geringelt erscheint. Der Bau der Polypen weicht in mehreren Punkten von dem der anderen Taeniolaten ab. Was zunächst den Bau der Aboraltentakeln betrifft, so bietet derselbe folgendes Verhalten dar.

¹⁾ Du Plessis, Catalogue provisoire, Neapler Mittheilungen Bd. 2. 1880.

Die Cnidozellen sind sämtlich auf die eine Seite der Tentakeln gerückt und zwar auf die vom Polypen abgewendete. Zugleich ist hiermit eine Zunahme der Grösse der Exodermzellen verbunden. Auf Figur 14 sieht man, wie das Exoderm auf der einen Seite um mehr denn das fünffache verdickt erscheint, während es auf der dem Körper zugewendeten Tentakelseite nur eine dünne Lage von Epithelmuskelzellen bildet. Eine Schicht von Chordazellen bildet die Axe derselben. Wie mag aber dieser sich bei keinem anderen Polypen vorfindende Bau zu Stande gekommen sein? Reizt man einen Polypen, so schlägt er die Tentakel über den Körper zusammen. Die Cnidozellen erscheinen aber an der dem Körper zugewendeten Seite unnötig, da hier ihr Dienst von den Cnidozellen der überall am Körper zerstreut sitzenden Oraltentakel übernommen wird. Bei *Tubularia* sitzen dieselben in einem Kranz um den Mund und sind die Cnidozellen in Folge dessen auf allen Seiten der Aboraltentakeln gleichmässig entwickelt. Wir können deshalb annehmen, dass die ursprünglich an der dem Körper zugewendeten Seite der Tentakel sitzenden Cnidozellen an die entgegengesetzte zu liegen kamen. Ungemein stark entwickelt sind hier die Fortsätze der Cnidozellen.

Die Oraltentakeln, oder wie wir sie hier besser nennen müssten, die Corporaltentakeln sind wie die ersteren solid, das heisst ihre Axe wird von Chordazellen gebildet. An ihrem Distalende ist eine Wucherung von Exodermzellen eingetreten, welche grosse und kleine Nesselkapseln entwickeln (s. Fig. 13 Taf. XXI). Die Exodermzellen des Polypen sind am Oralende abgeplattet, während sie nach der Körperbasis zu an Länge zunehmen. In der Gegend des Knopfes werden sie zu langen Cylinderzellen. An ihrer Basis haben sie zwei Muskelfibrillen ausgeschieden. Auch im Coenosark findet sich diese Form der Epithelmuskelzellen wider. Im Coenosark gleichen die Exodermzellen, welche wie eben geschildert cylinderförmig sind, denen des inneren Keimblattes vollkommen an Gestalt. Sehr schön ist bei dieser Art die Pseudopodienentsendung der Exodermzellen behufs Anheftung an das Perisark zu sehen (Fig. 16). Die Nesselkapseln finden sich auch im Coenosark vor und zwar in ziemlicher Anzal. Was nun das Körperentoderm anlangt, so verlaufen auch hier im Hypostom die Taeniolen. Die Zellen besitzen im Hypostom einen äusserst geringen Durchmesser, während ihre Länge zugenommen hat. In einer Verdickung der dünnen Zelle liegt der Zellkern. Auch hier teilen sich die Taeniolen am Ende des Hypostoms, und finden sich echte körnerhaltige Drüsenzellen in den-

selben vor. Die Zellen sind stark mit Concrementen angefüllt. Die Farbe der Tiere rührt von diesen im Entoderm liegenden Concrementen her. Hervorzuheben ist das Vorkommen von schwarzen Pigmentanhäufungen in den Spitzen der beiden Tentakelarten. Da diese sich in den Chordazellen vorkommenden Pigmentkörner bei allen Polypen constant finden, so stehen sie jedenfalls zu irgend welcher Funktion in näherer Beziehung. —

Cladocoryne floccosa.

Eine Beschreibung dieser Art ist von Du Plessis¹⁾ gegeben worden. Wir fassen uns deshalb kurz und heben nur folgende Punkte hervor. Zwischen den Oraltentakeln am Mundkegel besitzt die Art im Exoderm einen Kranz von grossen Nesselkapseln wie in Figur 2 auf dem Querschnitt zu sehen ist. Desgleichen kommen diese grossen Kapseln in Anhäufungen zwischen den der Körperbasis am nächst liegenden Aboraltentakeln vor.

Das Vorkommen von Taeniolen hat Du Plessis übersehen, da er nur die Tiere an Situspräparaten untersuchte. Es lassen sich fünf oder sechs Taeniolen am Hypostom erkennen, die sich alsbald teilen. Die oben erwähnten grossen Nesselkapseln kommen im Coenosark häufig vor und sind hier meist parallel mit der Oberfläche gerichtet.

Die Tentakeln gehen unmittelbar vom Körper aus. Ihre Chordazellen sind nur durch die Stützlamelle vom Verdauungsentoderm geschieden.

Eudendrium racemosum Cav. und *racemosum*.

In einer Arbeit über Waffen, die bei dieser Art sich finden, hat Weismann²⁾ bereits einiges von unseren Beobachtungen zuvorgenommen. So das Vorkommen der Ringfurche mit den eigentümlichen von ihm als Drüsenzellen angesehenen Zellen, dergleichen hat er Entodermmuskeln gefunden. Betrachten wir sofort den in Figur 7 auf Tafel XXI gegebenen Längsschnitt. Es tritt uns hier sofort das grosse Hypostom entgegen, welches soweit nach aussen gebogen sein kann, dass die Entodermzellen frei in

¹⁾ Du Plessis, Neapler Mitteilungen Bd. 2.

²⁾ Ueber eigentümliche Organe bei *Eudendr. racemosum*. Mitteil. d. Stat. Neapel III. Bd. 1881.

das Wasser hervorragen. Am Grunde dieser Zellen sieht man die auf dem Längsschnitt getroffenen Ringmuskeln, welche als Punkte hervortreten. In Fig. 8 ist dies noch deutlicher zu sehen.

Im zusammengeschlagenen Zustande erhält man auf einen Längsschnitt durch das Hypostom das in Fig. 9 gegebene Bild.

Im Hypostom laufen auch bei dieser Art meist fünf Längstaeniolen, die sich dann vielfach verzweigen. In Figur 6 auf Tafel XX ist ein Querschnitt in ungefährer Mitte des Körpers dargestellt.

Das Exoderm bietet nichts abweichendes dar ausser der eigentümlichen Ringfurche, welche den Körper einschnürt, ehe derselbe in den Stiel übergeht. Figur 1 stellt die untere Partie eines Polypen dar von *Eud. ramosum*¹⁾. Das Exoderm des Körpers ist an der Ringfurche dicht besät mit Cnidozellen. Jenseits der Ringfurche liegt ein Kranz von merkwürdigen Zellen. Dieselben zeichnen sich durch ihren Protoplasmainhalt aus, welcher jedoch nicht bis zum Ende der Zelle reicht, sondern hier einen hellen Saum übrig lässt (Figur 2). Diese Zellen, die auch bei *Eud. racemosum* vorkommen und hier von Weismann beschrieben wurden, sind ihrer Funktion nach unbekannt. Letzterer Forscher glaubt Drüsenzellen in ihnen zu sehen und glaubt, dass die Ringfurche zur Aufnahme des Sekretes diene. Dieser Deutung schliesse ich mich an, solange keine andere bessere gegeben ist. Immerhin unerklärt bleibt die starke Ansammlung von Nesselkapselzellen, welche als Schutz für diesen Zellenring bestimmt zu sein scheint.

Was nun die eigentümlichen Organe betrifft, so sind dieselben Ausstülpungen des Magens und erreichen, wie Figur 6 zeigt, oft die drei- ja vierfache Gestalt des Polypen in ausgewachsenem Zustande. Es finden sich im Entoderm Ringmuskeln vor, während die Zellen des Exoderms Längsmuskeln sind. Das nähere ist in der erwänten Abhandlung zu finden. —

Bongainvillia fructicosa.

Bei dieser Gattung steht ein Tentakelkranz um den Mund. Die Tentakel sind nicht wie geknöpft, sondern verlaufen bis zu ihrem Distalende gleichmässig. An den in Fructification begriffenen Stöcken finden sich lange peitschenförmige Organe vor, wie

¹⁾ Diese Art wurde von Herrn Prf. Haeckel Sommer 1880 aus Portofino mitgebracht.

sie unter der Ataeniolaten bei *Campanularia angulata*¹⁾ beschrieben wird. Dieselben haben nichts mit Waffen gemein, da sie von einer Chitinhülle umgeben sind. Ich halte diese rankenförmigen Gebilde hier wie dort für sprossende Aeste, an deren Spitze durch irgend welche Ursache der Polyp nicht zur Entwicklung gekommen ist, und der sprossende Teil in die Länge gewachsen ist. —

Auch bei *Bongainvillia* finden sich die Längswülste oder Taeniolen vor und zwar ist ihr Bau wie bei den vorher beschriebenen Arten, nur dass dieselben nicht in so mächtiger Weise wie bei den vorhergehenden entwickelt sind.

Syncoryne Sarsii.

Coryne, Corydendrium parasiticum, Clava.

Die erstere Art *Syncoryne* ist histologisch durch die Untersuchung von Fr. E. Schultze bekannt. Ich trage hier nur nach, dass sich auch bei dieser Art die Taeniolen in ausgezeichneter Entwicklung vorfinden, wie der in Figur 11 auf Tafel XX widergegebene Querschnitt zeigt. Auch bei dieser Art finden sich Epithelmuskelzellen im Coenosark vor. Denselben Taeniolenverlauf zeigen auch die verschiedenen Arten von Clava. Da die Schilderung mit der bei den vorhergenannten Arten übereinstimmt, widerholen wir ihn hier nicht weiter. Auch *Coryne* bietet die Längswülste in der gleichen Entwicklung.

Corydendrium parasiticum besitzt wie *Bongainvillia* glatte Tentakel, das heisst dieselben sind nicht am Distalende knopfförmig verdickt.

Eigentümlich ist das Verhalten des Coenosarkes. Während bei den übrigen Polypen die sprossenden Polypen im Coenosark inseriren, so laufen die Stiele derselben hier im Perisarkror neben dem Hauptcoenosarkstamm her und die jungen Polypen ragen dann unterhalb der älteren aus ein und derselben Perisarkröre heraus. Auf dem Querschnitt sieht man, wie die jüngeren Coenosarkrören eine Chitinhülle abgeschieden haben, sodass, wenn 3 Rören verlaufen, das Perisark in drei Kammern geteilt ist, wie in Figur 18 auf Tafel XXI dargestellt ist.

¹⁾ Fraipont, Recherches sur l'organisation de la *Camp. angul.* Arch. zool. I. VIII. 1879.

Die Polypen der Siphonophoren.

Velella spirans.

An *Velella* unterscheiden wir den grossen im Centrum sitzenden Polyp und die ihn umgebenden kleineren Polypen, an deren Basis die jungen Medusen knospen. Im Kreise um die letzteren stehen eine dritte Art von Polypen, welche rückgebildet erscheinen, — ihr Mund ist obliterirt — sie fungiren als Wehrtiere und gleichen im Aeusseren Tentakeln.

Betrachten wir zunächst die Organisation der centralen Polypen, so besitzt derselbe die bei den Taeniolaten geschilderten Längswülste. Auch bei den Siphonophoren beteiligt sich die Stützlamelle nicht bei der Bildung der Wülste. Figur 5 auf Tafel XX zeigt uns ein Stück eines Querschnittes durch den centralen Trochopolypen.

Untersucht man die kleineren um ersteren herumstehenden Polypen, so treten auch an diesem dieselben Bildungen auf. Er besitzt dieselbe Taeniolenbildung wie irgend eine Art der Taeniolaten.

Die rückgebildeten tentakelförmigen Polypen haben jedoch die Wulstbildung verloren, was mit der Einbusse des Mundes zusammenhängt.

Doch nicht blos den Polypen der *Velellen* kommen diese Längswülste zu, sie finden sich bei sämtlichen Siphonophorenpolypen. So sind dieselben von Claus bei *Halistemma*¹⁾ bereits beschrieben und abgebildet worden.

Was uns aber die Polypen der Siphonophoren besonders interessant macht, ist das Vorkommen von Nervenfibrillen und Ganglienzellen bei den Polypen. Von Chun²⁾ ist hierüber in einer vorläufigen Mitteilung im zoolog. Anzeiger berichtet worden.

In Figur 22 geben wir die Abbildung von zwei Ganglienzellen von *Velella*. Die Nerven nebst den Ganglienzellen liegen oberhalb der Muskelfibrillen, welche noch mit den Epithelzellen im Zusammenhang stehen. Meist findet man bi- oder tripolare Ganglienzellen vor. Auch auf den Querschnitten findet man dieselben leicht auf.

Das Exoderm besteht aus meist cylinderförmigen Epithelmuskelzellen, welche besonders da, wo Cnidozellen vorkommen, vom

¹⁾ *Halistemma tergestinum*, 1878. Wien.

²⁾ Zoologischer Anzeiger, 1880.

schmächtiger Gestalt erscheinen. Näher auf den Bau der Polypen einzugehen liegt ausserhalb dem Plane dieser Arbeit (vergl. oben die Verwandtschaft der Polypen mit den Siphonophoren).

Spongicola fistularis.

Bei der Untersuchung dieser Polypen kam es mir nur darauf an festzustellen, ob die Stützlamelle bei der Bildung der Taeniolen mitbeteiligt sei. Der histologische Bau ist bereits von Fr. E. Schultze¹⁾ beschrieben worden.

Die Wülste beginnen im Hypostom und zwar erhält man durch einen unterhalb der Tentakeln gelegten Schnitt das in Figur 17 gegebene Bild. Die vier entodermalen Taeniolen werden durch vier ihrem Ursprung nach wahrscheinlich exodermale mit ersteren parallel verlaufenden Wülsten gestützt. Diese vier exodermalen Wülste verlaufen konisch nach der Basis des Polypen zu, sodass sie, je tiefer man die Schnitte legt, desto weniger ausgeprägt sind. Dieselben sind noch nicht beschrieben worden. Bei der Bildung der vier entodermalen Längswülste beteiligt sich die Stützlamelle. Es sind die Spongicoliden also zu trennen von den übrigen Polypen und mit den Scyphostomen in eine als Colloblastae zu bezeichnende Unterordnung den als Acolloblastae zu bezeichnenden Taeniolaten gegenüberzustellen. Fr. E. Schultze hält die Spongicoliden für Scyptostomaformen also für ein ungeschlechtliches Generationsstadium einer acraspedoten Meduse. —

Ordnung: Intaeniolatae.

Polypen one Magenwülste. Das Skelett bildet
Kapseln für die Polypen.

1. Familie: Campanularinae.

Obelia geniculata.

Die Gattung Obelia besitzt zierliche Becher, deren Rand bald glatt, bald gezackt erscheint.

Die Histologie bietet nichts von dem gewöhnlichen Bau abweichendes.

¹⁾ Spongicola fistularis, ein in Spongien wonendes Hydrozoon, Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 13.

Das Exoderm besetzt Muskelfibrillen und zwar nur Längsfibrillen, welche mit den Zellen selbst noch in Verbindung geblieben sind. Zu einer Sonderung in echte Muskeln kommt es überhaupt bei keiner Art der Intaeniolaten. Bei vielen Arten ist es oft wegen der Kleinheit der Tiere unmöglich zu einer bestimmten Anschauung zu kommen, da eine Isolirung schwer gelingt. Was aber die genannte Art betrifft, so ist der Zusammenhang zwischen Zelle und Muskelfibrille deutlich nachweisbar. Die Tentakel sind niemals hol, sondern es wird ihre Axe von den chordaanlichen Zellen gebildet. Das Hypostom ist bei allen Arten weit vorstreckbar und bestehen die Entodermzellen derselben aus feinen cylinderförmigen Gebilden, welche an ihrer Basis Muskelfibrillen abgetrennt haben. Dieselben verlaufen ringförmig und können die Mundöffnung durch ihre circuläre Contraktion schliessen.

Die Zellen des Urdarmes sind mehr von quadratischer Gestalt und bieten nichts bemerkenswerthes. Wir gehen deshalb sogleich zur Entstehung der Medusen über. Es bilden sich in den Gonophoren am Blastostyl kleine Aussackungen, an welchem das Exoderm, die Gallertlamelle und das Entoderm Theil nehmen (vergl. die Fig. 6, 7 Taf. XXIV). Aus dieser einfachen Ausstülpung bildet sich eine Meduse aus, welche zur Ablösung gelangt, Geschlechtsstoffe hervorbringt, aus welchen dann wiederum Polypen hervorgehen. Die Aussackungen oder Knospen erfahren nun eine Verdickung an ihrem Distalende. Das Exoderm wächst in das Innere hinein und stülpt so das Entoderm ein, welches die Form eines zweiblättrigen Bechers einnimmt. Die zwischen den beiden Blättern zurückgebliebene Höhlung obliterirt nun in vier „interradiale Felder.“ Claus¹⁾ hat dieses Wachstum zuerst bei den Siphonophoren, am ausführlichsten bei *Halistemma* beschrieben und zwar entwickeln sich hier die Schwimmglocken auf diese Weise. Claus betont, dass er bei *Podocoryne* an den jungen Medusenknospen dieselbe Form des Wachstums erkannt habe. Dieses Wachstum findet nun bei allen Medusenknospen statt und zwar entstehen die Radiargefäße überall durch Verwachsung, nicht aber, wie man früher annahm, durch das Auftreten von vier Holknospen.

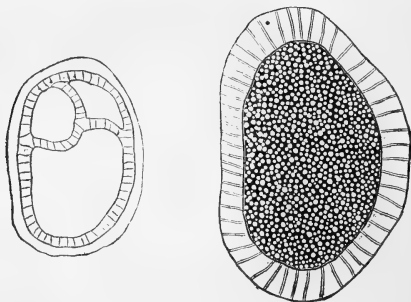
Die weitere Entwicklung ist von Agassiz²⁾ wie Claus eingehend verfolgt und verweisen wir deshalb auf diese Angaben.

¹⁾ a. a. O.

²⁾ Agassiz, Contributions to the natural history of the united states of Amerika. Bd. IV.

Halecium tenellum.

Während bei dem Genus *Tubularia* die Entwicklung der Planula durch Delamination vor sich geht, haben wir bei dieser Art einen anderen Entwicklungsmodus, der zwischen der Delamination und Invagination zu stehen scheint, vor uns. Auf die reguläre Zwei-, Vier- u. s. w. Teilung folgt die Bildung einer einschichtigen Keimblase. Jetzt rücken Zellen, welche vom äusseren Keimblatte gebildet werden, in die Furchungshöle hinein. Auf diese Weise wird die Furchungshöle allmählich von einem Zellmaterial ausgefüllt, welches dem Exoderm entstammt. Von einer Delamination kann hier kaum geredet werden. Der Vorgang scheint sich eher der Invagination anzuschliessen. Auf Querschnitten erhält man oft das auf dem ersten Holzschnitt angegebene Bild. (Auf diesem Holzschnitt ist die äussere Contour wegzudenken).



Die zweite Figur stellt einen Querschnitt durch eine Planula kurz vor dem Ausschlüpfen vor. Das Ausschlüpfen der Planula sowie die Bildung der Magenöhle konnte leider nicht beobachtet werden, da es an Material gebrach. Hoffentlich gelingt es einem anderen Forscher, die Entwicklungsgeschichte dieser Art an gutem Material genauer darzustellen.

II. Familie: Sertularinae.

1. Subfamilie: Sertularidae.
2. Subfamilie: Plumularidae.

Die Sertularinae besitzen Epithelmuskelzellen. Eine Beschreibung von einer Sertularide zu geben, ist unnötig, da dieselben

im Ganzen den typischen Bau der übrigen Polypen zeigen. Wir gehen deshalb sogleich an die Beschreibung der Plumulariden.

Plumularia fragilis n. sp.

Die dünnen Stämmchen sind nicht verzweigt. Die Zweige sind wechselständig. Aus jedem Stammglied geht ein Zweig hervor. Unterhalb einer jeden Person findet sich ein Nematothek. An den Zwischengliedern fehlen jedoch dieselben. Die Gonothecken entstehen am Stamme; sie sind glatt, von länglich eiförmiger Gestalt.

Diese Art ist, soweit ich die Literatur kenne, noch nicht beschrieben. Da die Zweige äusserst fein, dem Auge fadenförmig erscheinend sind, nannten wir diese *Plumularia Pl. fragilis*.

An den Polypen der Gattung *Plumularia* zerfällt der Urdarm in zwei Teile, der Körper ist in der Mitte zusammengeschnürt. Der obere Teil, den man als Vormagen bezeichnen kann, wird durch lange entodermale Cylinderzellen ausgekleidet. In diesem Teil verweilt die Nahrung zunächst, um schon in halb verdaulichem Zustande durch eine enge Oeffnung (*oe*) in den eigentlichen Magen zu gelangen. Die Polypen sitzen in einem Becher, welcher jedoch nur den unteren Teil desselben umschliesst, während der Vormagen mit Proboscis und Tentakeln frei hervorragt.

Die Eier entstehen bei dieser Art im Entoderm, wie oben schon geschildert wurde. Desgleichen wurde die Wanderung der Eier in das Gonophor bereits geschildert.

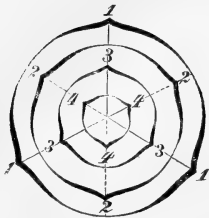
Antennularia antennina.

Im Golfe von Neapel kommt sowol diese Art wie *A. ramosa* vor. Der Bau beider weicht von der von Hincks gegebenen Schilderung ab, doch glauben wir dies auf die mangelhafte Untersuchung zurückführen zu können und halten die beiden Neapeler Arten für identisch mit den ersteren.

Hincks zeichnet einen Querschnitt dieser Art, auf welcher 8 Aeste getroffen sind. Dies ist nicht richtig. Betrachtet man einen Stamm von oben, so sieht man sechs Aeste abgehen und zwar bilden je zwei einen Winkel von 60°. Untersucht man aber den Stamm auf Querschnitten, so erkennt man, dass immer nur drei Aeste in einer Ebene liegen und zwar beträgt der Winkel von je zwei Aesten 120°. Die auf diese drei Aeste nun folgenden

drei Aeste entspringen nun so vom Stamme, sodass man glauben kann, dass dieselben in derselben Ebene liegen und alle 6 Aeste in Winkeln von 60° abgehen.

Folgendes Diagramm macht dies deutlicher. Wir denken uns den Stamm der *Antennularia* konisch und tragen nun jede Insertion der Aeste, welche in einer Ebene liegen, auf je einem Kreise ein. Die ersten Aeste, mit 1, 1, 1 bezeichnet, entspringen in Winkeln von 120° . Die darüberliegenden desgleichen, doch so, dass sie zwischen die ersteren zu liegen kommen. Die nächstfolgenden Aeste liegen wieder senkrecht über den ersteren und so fort.



Innerhalb des Perisarkes verläuft bei dieser Gattung nicht eine Coenosarkröhre, sondern bald 8, bald 10, bald mehr, je nachdem man den Schnitt an die Nähe des Distalendes oder an der Basis legt. Sämmtliche vom Entoderm ausgekleidete Röhren werden vom Ektoderm umschlossen. Das Centrum der Perisarkröhre ist hol (Fig. 13). Bei der Bildung der Seitenäste beteiligen sich meist zwei der Röhren des Coenosark. In Figur 12 ist ein Schnitt von *Ant. ramosa* abgebildet und in Figur 14 ein Stück vergrößert, um die Abgabe des Astes zu zeigen. Bevor das Coenosark in den Ast eintritt, versorgt es die Nematotheken $n\ n_1$. Im Entoderm sieht man vereinzelt Eier liegen, welche hier entstanden sind und von hier in die Gonophoren wandern.

Das Ektoderm hat Muskelfibrillen ausgeschieden, welche im Stamm ebenso nachzuweisen sind wie an den Personen.

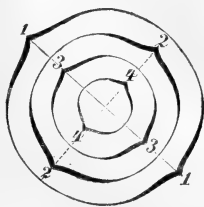
Die Coenosarkröhren communiciren mit einander, je näher sie an das Distalende kommen, um schliesslich blind zu enden.

Antennularia ramosa.

Auch bei dieser Art ist die Verzweigung der Aeste irrig dargestellt. Betrachtet man einen Stamm von oben, so scheint es, als wenn 4 Aeste in einer Ebene abgingen, welche rechte Winkel mit einander bilden.

Dem ist jedoch nicht so. Es gehen stets 2 Aeste, welche sich gegenüberstehen in einer Ebene, ab, während die darüber abgehenden Aeste mit denselben alterniren. Wir haben es also hier

mit zweizällig alternirenden Aesten zu tun und können wir diese Stellung als gekreuzt decussirt bezeichnen. Je zwei Aeste sind also einander opponirt, um die Bezeichnung, wie sie bei Botanikern üblich ist, anzuwenden. Beifolgendes Diagramm macht dies noch deutlicher. Wir sehen hier deutlich, wie die Aeste in vier senkrecht zu einander stehenden Linien verlaufen.



Dritter Teil.

Histiogenesis.

In den nachfolgenden Zeilen sollen alle Veränderungen der Zellen der beiden Keimblätter dargestellt werden, welche dieselben bei der Differenzirung in bestimmte Gewebe erleiden. So soll gezeigt werden, welche typischen Veränderungen in einer Zelle eintreten, sobald sie zur Drüsenzelle, zur Eizelle u. s. w. wird. Wir lassen hierbei die Fragen unberücksichtigt, die nach Gründen verlangen, welche die Umbildungen der einzelnen Zellen erklären sollen, sobald dieselben nicht klar zu Tage liegen. Wir gehen im nächstfolgenden von einer Planulaform aus, bei welcher wir uns die beiden Keimblätter als physiologisch und histologisch noch nicht gegliedert vorstellen. Wir werden dann finden, dass die Fähigkeit sich zu differenzieren in einer Steigerung der Empfindlichkeit gegen äussere Einflüsse besteht.

Als erstes Gesetz können wir folgenden Satz aufstellen:

Die Zellen der beiden Keimblätter reagiren auf äussere Reize in der Weise, dass sie nach der Seite des Reizes Protoplasmafäden entsenden, welche sich zu Flimmerharen differenzieren.

Diese Flimmerhare dienen nun zur Bewegung und zwar zur activen Bewegung bei den Zellen des Exoderms, zur Bewegung von anderen Gegenständen bei den Zellen des Entoderms.

Sobald als die flimmernde Larve sich festgesetzt hat, verliert sie früher oder später den Wimperbesatz, oder aber es können

sich die Fortsätze, wie bei Actinien es der Fall ist, erhalten (vergl. weiter unten).

II. Jede Zelle der beiden Keimblätter ist im Stande einen Fortsatz ihres Protoplasmas nach der dem Reize abgewendeten Seite zu senden.

Die Fortsätze der beiden Zellschichten haben wir uns zunächst noch als vollkommen indifferent vorzustellen, das heisst sie sind weder ausschliesslich nervöser noch muskulöser Natur. Indem nun die einen Fortsätze besonders geeignet waren die Reize fortzupflanzen und andere sich als contractile Elemente sonderten, entstanden die Nerven- und die Muskelfibrillen. Bei den Hydroidpolypen scheint nun eine solche Sonderung noch nicht eingetreten zu sein, da wir nur Muskelfibrillen finden, und ist vielleicht die Ansicht nicht ganz unrichtig, welche meint, dass erst mit der freien Bewegung der Polypen, wie es bei den Siphonophoren der Fall ist, sich dieselben entwickelt haben. Sobald wir nur Muskelfibrillen finden, müssen wir wol den Zellen, welche denselben nach aussen aufliegen, eine Fähigkeit, die Reize aufzufangen und den Fibrillen zuzuleiten, zugestehen. Sowol das Exoderm wie das Entoderm erzeugt bei den Hydroidpolypen Muskeln. Bei den Actinien erzeugen beide Zellschichten nervöse Elemente.

Weiter ist jede Zelle befähigt unter bestimmten Veränderungen zur Drüsenzelle zu werden. Wir können diese Umgestaltung der Zellen beim Exoderm unter unseren Augen sich vollziehen sehen!

Bei Hydra sondern sich die Zellen der Fuss Scheibe von denen des übrigen Körpers, indem sie eine langgestreckte cylindrische Form annehmen. Zugleich werden die Zellen protoplasmareicher und dasselbe erscheint als feinkörnig oder granulirt. Mit Farbstoffen behandelt färben sich diese Zellen intensiver als die übrigen Exodermzellen. Diese cylindrischen Zellen sondern eine schleimartige Masse ab, welche zur Anheftung dient. Diese typische Umänderung der Zellen können wir so formuliren:

Jede Zelle der beiden Keimblätter kann durch Längenzunahme und Abnahme ihrer Breite zu einer sekretalsondernden Zelle, einer Drüsenzelle, werden. Dabei wird ihr Protoplasma feinkörnig, granulirt. Ausser dieser neuen Funktion übt die Zelle (wenigstens zunächst) ihre alten Funktionen weiter aus.

Betrachten wir die Actinula der Tubulariden. An der jungen Actinula bemerkt man, wie die Zellen des Aboralpoles nach und

nach eine lange cylinderförmige Gestalt annehmen, während ihr Breitendurchmesser derselbe bleibt (s. Fig. 1, 3, 10, Taf. XXII). Zugleich tritt aber auf ihrer Aussenfläche ein feines Häutchen auf, welches sie ausscheiden, die erste Anlage des Chitinskelettes. Sehen wir uns nun in der Literatur um, so finden wir diese Umwandlung der Exodermzellen beschrieben bei der Gastrula der Aurelia, dem Scyphostoma. Hier beschreibt Claus¹⁾ dieselben als Cylinderzellen mit feinkörnigem Inhalt. Ebenso beschreibt Haeckel²⁾ dieselben bei der Gastrula der Discomedusen am aboralen Pol. Sie scheiden hier ein Sekret ab, vermittels dessen die Anheftung geschieht.

Bei den Planulis ist die Umwandlung der Exodermzellen an dem Pol, mit welchem sie sich festsetzen, ebenfalls zu sehen. Direkt beobachten können wir diese Zellen in ihrer Funktion am lebenden Tier bei der Anlage der Gonophoren. Hier hat es Weismann³⁾ beschrieben. Bei der Sprossung neuer Polypen findet derselbe Vorgang statt. In den Gonophoren selbst wandeln sich die Exodermzellen des Spadix am Distalende in solche Zellen um und bilden einen Verschluss desselben gegen das Wasser.

Im Entoderm zeigen sich dieselben Veränderungen. Im Hypostom der Hydra sind die Zellen bereits von denen des Magens durch ihre cylinderförmige Gestalt zu unterscheiden. Bei den Intaeniolaten ist die Sonderung des Entoderms in cylinderförmige Zellen, welche im Hypostom vorkommen, und in die des Magens vollzogen. Erstere sondern ein Verdauungsssekret ab, während letztere die Nahrungsaufnahme besorgen. Bei den Taeniolaten ist gleichfalls ein tiefer Unterschied zwischen den Zellen des Hypostoms und denen des Magens zu erkennen (vergl. die Abbildungen von Eudendrium u. s. w.).

Während sich bei den Planulis, den Actinulis die Zellen der Fuss Scheibe besonders auszeichnen durch ihre Länge, so sind auch die übrigen Körperzellen auffallend cylinderförmig gestaltet, während am erwachsenen Tier dies nicht mehr der Fall ist. Es kommt dies daher, dass sämtliche Zellen nach der Festsetzung an der Ausscheidung des Perisarkes sich gleichmässig beteiligen. In gewissem Sinne sind also sämtliche Exodermzellen drüsiger Natur. Dasselbe gilt auch von den Entodermzellen, denn diese sondern eine Stützsubstanz ab zwischen sich und dem Exoderm, welche

¹⁾ Claus, Quallen und Polypen der Adria.

²⁾ Haeckel, Metagenesis u. Hypogenesis v. Aurelia. Jena, 1881.

³⁾ Weismann, a. a. O.

als Stützlamelle zu bezeichnen ist. Das Verhalten der Entodermzellen ist jedoch weit verwickelter, da dieselben neben dieser Funktion noch zu Muskelbildnerinnen und Verdauungssekret-Bildnerinnen geworden sind und drittens noch die Nahrung aufnehmen.

Wenn wir oben sagten, dass die Zellen des Hypostomes das Verdauungssekret liefern, so ist damit keineswegs behauptet, dass nicht auch andere Zellen des Urdarmes sekretliefernd sein könnten. Im Gegenteil finden sich hier besonders protoplasmareiche Zellen vor, die bald mit Körnern angefüllt sind, oder denen dieselben fehlen. Diese Zellen haben wir als echte Drüsenzellen anzusehen.

Dass wir alle diese Funktionen der Zellen erst als nach und nach erworbene anzusehen haben, dies lehrt die Entwicklungsgeschichte. Zuerst hat es sich um den Schutz gegen äussere Einflüsse gehandelt, und die Zellen sonderten Chin ab. In welcher Weise die Entodermzellen ihre Funktionen erworben haben, und wie wir uns dies vorzustellen haben, wenn wir Formen wie Hydra, Sertularia und Tubularia vergleichen, darauf soll hier nicht näher eingegangen werden.

Wir erwähnen hier noch, dass die als erster Satz formulierte Tatsache der Entsendung eines Fortsatzes nach der Stelle des Reizes auch bei den tiefer liegenden Exodermzellen, den interstitiellen Zellen in Geltung steht. Sobald diese Zellen an die Oberfläche rücken und in ihrem Inneren eine Nesselkapsel gebildet haben, tritt ein harförmiger Protoplasmafortsatz, das Cnidocil, auf.

Wie wenig aber im Ganzen das Protoplasma sich differenzirt hat und wie es vorzüglich in dem Stamme der Polypencolonien, dem Coenosarke noch seinen chemischen und physikalischen Eigenschaften nach gleich geblieben sein muss dem der ursprünglichen Eizelle, geht aus der Tatsache hervor, dass:

Jede Zelle des Exoderms und Entoderms sich zu einer Fortpflanzungszelle umwandeln kann. Und zwar ist hierbei das Wachstum allein das Umbildende. Aus den epochemachenden Untersuchungen Weismanns¹⁾ geht sogar hervor, dass bei zwei Arten desselben Genus die Eier bald im Entoderm, bald im Exoderm entstehen können. Das Wachstum der einzelnen Zellen besteht sowol in der Vergrösserung des Zelleibes als auch des Zellkernes nebst Kernkörperchen (vergl. oben 1. Teil). Während des Wachstumes wird das Protoplasma jedenfalls in physikalischer wie chemischer Hinsicht verändert werden.

¹⁾ Weismann a. a. O.

Wir haben nun noch eine andere Form der Entodermzellen zu erwähen, welche dieselben annehmen können. Dieselbe kommt in den Tentakeln vor und bildet hier die Axe. Ursprünglich haben wir uns, wie es bei Hydra der Fall ist, hohle Tentakeln vorzustellen. Dies ist das ursprüngliche Verhalten, nicht aber werden die soliden Tentakeln, wie G. v. Koch will, das primäre Verhältnis darstellen. Die Tentakel sehen wir als Ausstülpungen des Urdarmes an. Erst secundär ist eine Wucherung von Entodermzellen eingetreten und sind so die Tentakeln zu soliden geworden. Wie aber aus den soliden Tentakeln sich die ersteren sollten entwickelt haben, ist nicht gut einzusehen.

Der Bau dieser Zellen, welche die Funktion, Muskelfibrillen zu bilden, aufgegeben haben, ist oben bereits geschildert worden. Wir sahen, dass sie eine feste Membran besaßen, welcher das Protoplasma randständig anlag, während der Kern an Fäden im Inneren der Zelle aufgehängt war. Das Lumen der Zelle ist mit einer hellen Flüssigkeit erfüllt. Bei dem Genus Tubularia war der Kern jedoch der Wandung anliegend, es zeigte sich hier überhaupt eine Weiterentwicklung dieses Gewebes.

Welches ist aber die Funktion dieser Zellen?

Betrachten wir dieselben am lebenden Tiere!

Wenn die Tentakel vermittle der Längsmuskeln contrahirt sind, so werden sämtliche Axenzellen zusammengepresst (s. Fig. 4, Taf. XXI). Die Zellen können so bis auf ein viertel und noch mehr ihres ursprünglichen Lumens zusammengepresst werden. Vermöge ihrer Elasticität sind nun diese Zellen bestrebt, sich wider auszudehnen und bringen auf diese Weise den Tentakel schneller zur Ausdehnung. So wirken diese Zellen als Antagonisten der Längsmuskeln. Auf einfache Weise ist hier aus den Entodermzellen eine neue Zellform gezüchtet worden, welche die Entstehung von Ringmuskeln unnötig machte. Da schon so wie so allen Entodermzellen das Bestreben innewohnt nach der Contraction sich wider auszudehnen, so war jedenfalls dieser Weg einfacher als die Bildung von Ringmuskeln. Bei Hydra sind die Tentakeln hohl und wir sehen, dass das Zusammenziehen nach einer Berührung zum Beispiel rasch und plötzlich erfolgt, das Ausstrecken jedoch langsam und schwerfällig von Statten geht. Auch hier wirken die Entodermzellen als Antagonisten, doch ist dies nur eine Nebenfunktion derselben. Während aber Hydra ihre hohlen Tentakeln so stark zusammenziehen kann, sodass sie wie Punkte erscheinen können, während sie im ausgestreckten Zustande centimetergross

sind, ist dies den mit Axenzellen versehenen Tentakeln nicht möglich. Dafür ist jedoch eine grössere Beweglichkeit eingetreten. Die Contraction kann zwar nicht soweit geschehen, dafür aber desto rascher auf einander folgen.

In den Wülsten bei dem Genus *Tubularia* ist dieses Gewebe gleichfalls zur Ausbildung gekommen und wirkt hier jedenfalls in analoger Weise.

In den Gonophoren vieler Hydroidpolypen ist ebenfalls Entodermgewebe zu Bindegewebe umgewandelt, in welchem dann die Eizellen liegen.

Wenn wir so mit wenigen Strichen die Gewebeentstehung der Hydroidpolypen zeichnen, so sehen wir, dass den Keimblättern „ein bestimmter histologischer Charakter“ nicht aufgeprägt ist, wie dies von O. und R. Hertwig¹⁾ in ihrem Actinienwerke gezeigt wurde. Die Entwicklung aus den Keimblättern als Einteilung der Gewebe zu nehmen, wie es viele Histologen wollen, wird durch die Histiogenese bei den Hydroidpolypen besonders schlagend widerlegt, da hier sowol die Exodermzellen wie die des Entoderms Muskeln bilden, da beide sekretbildend sind, und was vor allen die erwänte Einteilung als unrichtig zurückweisen lässt, die Tatsachen nämlich, dass bei dieser Gruppe Eizellen und Spermazellen bald aus den Exoderm-, bald aus Entodermzellen hervorgehen können. Deshalb ist der von den genannten Autoren angegebene Weg, die Gewebe nach ihrer histologischen Beschaffenheit und ihren Funktionen zu classificiren, der allein richtige.

Kurze Zusammenfassung der Resultate.

Im ersten Teile sind die bei der Specialuntersuchung gewonnenen Resultate gegeben. Wir sahen, dass im Allgemeinen bei den Hydroidpolypen nur eine Axe, die Längsaxe, unterschieden werden kann, dass aber bei einer Art bereits die Tentakel sich in bestimmten Radien anlegen, sodass also die symmetrische Anlage der verschiedenen Organe nicht erst bei den Medusen entstanden zu sein braucht. Dann betrachteten wir das Entoderm mit seinem Bindegewebe, welches besonders bei *Tubularia* mächtig entwickelt ist. Vor Allem aber sei der Auffindung der Taeniolen oder Längswülste gedacht, welche man bisher nur dem

¹⁾ O. und R. Hertwig, Die Actinien, p. 208—217.

Genus *Tubularia* zuschrieb. Wir fanden, dass diese Längswülste allen bisher unter den Namen „Tubularien“ oder „Gymnoblaster“ bekannten Hydroiden zukommen, während die übrigen derselben entbehren.

Wir teilen deshalb die Polypen in zwei Gruppen ein, in solche mit Magenwülsten und in solche ohne Magenwülste, in *Taeniolatae* und *Intaeniolatae*. Auch wurden echte Drüsenzellen aufgefunden.

Weiterhin gelang es nachzuweisen, dass sämtliche *Taeniolatae* eine Entodermmuskulatur sowol im Hypostom, als auch im Magen besitzen, während die *Intaeniolatae* dieselben nur im Hypostom zu besitzen scheinen.

Bei der Untersuchung des Exoderms gelang es nie, irgendwelche Sinneszellen oder Nerven mit voller Gewisheit nachzuweisen. Oft glaubte ich, dieselben gefunden zu haben, doch stets zeigte es sich, dass die vermeintlichen Ganglienzellen nur interstitielle Zellen waren.

Weiter wurden dann die Nematophoren untersucht und bereits aus der Entstehung derselben gesehen, dass man es hier mit rückgebildeten Polypen zu tun habe, keinesfalls aber mit amöboiden Protoplasma. In Kürze wurde dann der Pseudopodienbildung der Zellen der Fuss Scheibe von *Hydra* gedacht, über welche an anderer Stelle ausführlich berichtet werden wird, ebenso wie über die Natur der Fortsätze der Nesselkapselzellen.

Im zweiten Kapitel wurde dann die Entstehung der Medusen abgehandelt, sowie die Homologieen zwischen denselben und den „Sporosacs“ oder medusoiden Gonophoren besprochen.

Die Entstehung der Eier und ihre Wanderung in das Gonophor, sowie die Bildung der Planula, welche stets durch Delamination oder durch Einwanderung von Zellen, welche von dem Exoderm der einschichtigen Keimblase herkommen, zu entstehen scheint, wurde dann mitgeteilt.

Die histologischen Funde gestatteten weiterhin die Verwandtschaft der Polypen mit den Siphonophoren und Anthozoen aufzuklären und einen Stammbaum aufzustellen.

Im zweiten Teil wurde der Bau vornehmlich von *Tubularia* geschildert. Bisher war über diese Gattung so gut wie gar nichts bekannt, zumal die Abhandlungen von Ciamician viel Falsches enthielten. Die Entwicklungsgeschichte dieser Art, welche zu einer *Gastrula* durch Delamination führt, wurde klargestellt und die Histologie der *Actinulae* sowol als des erwachsenen Tieres gegeben.

Die übrigen Taeniolaten wurden berücksichtigt, soweit ihr Bau vom allgemeinen Typus Abweichendes bot. Am Ende des zweiten Teiles wurden einige Punkte in der Anatomie der Antennularien verbessert.

Im dritten Teil folgte ein Versuch einer Histiogenie der Hydroidpolypen.

Es wurden die Veränderungen beschrieben, welche die Zellen des Embryos zu erleiden haben, bis sie in die Zellelemente des ausgewachsenen Tieres übergehen. Es wurde festgestellt, dass jede Zelle sowol des Exoderms wie des Entoderms die Fähigkeit besitzt, in eine Propagationszelle, Drüsenzelle, Muskelzelle u. s. w. überzugehen. Dann wurde unter anderem die Funktion der sogenannten chordaähnlichen Zellen in den Tentakelaxen zu bestimmen gesucht und auf die verschiedene Differenzirung des Entoderms hingewiesen, und der das Hypostom auskleidende Teil als sekretabsondernd, der den eigentlichen Magenraum auskleidende hingegen als der verdauende Teil in Anspruch genommen.

Tafelerklärung.

Tafel XX.

Fig. 1. Querschnitt durch *Podocoryne carnea*.

Fig. 2. Querschnitt durch *Cladocoryne floccosa* oberhalb der Oraltentakel. Man sieht die grossen Nesselkapseln. *D. oc. 2.*

Fig. 3. Längsschnitt durch *Podocoryne carnea*. Der Unterschied zwischen den langen Cylinderzellen der Hypostomwülste und der der Magenwülste ist deutlich zu sehen.

Fig. 4. Stück eines Längsschnittes durch *Podocoryne* stark vergrössert, um den Uebergang der Taeniolenzellen in die grossen Entodermzellen zu zeigen. *F. oc. 2.*

Fig. 5. Querschnitt durch den centralen Fresspolyp von *Velella spirans*. *A. oc. 2.* *mf.* = Muskelfibrillen. *stl.* = Stützlammelle.

Fig. 6. Stück eines Querschnittes durch *Eudendrium racemosum* in der Mitte des Körpers geführt.

Fig. 7. Querschnitt durch *Clava*. *D. 2.*

Fig. 8. Querschnitt durch den Mundkegel von *Corydendrium parasiticum*. *D. oc. 2.*

Fig. 9. Ende des sogenannten Tentakelpolypen von *Velella spirans*. *D. oc. 2.* Längsschnitt.

Fig. 10. Querschnitt durch eine junge Actinienlarve. Kopie nach Kowalevsky.

Fig. 11. Querschnitt durch *Syncoryne Sarsii*. *A. oc. 4.*

Fig. 12. Querschnitt durch einen Fresspolypen von *Velella spirans*. *A. oc. 2.*

Tafel XXI.

Fig. 1. *Eudendrium ramosum*. Basis eines Polypen, um die Ringfurche mit dem darunter liegenden Drüsenring zu zeigen. *Nw.* = Nesselwulst. *Rf.* = Ringfurche. *A. oc. 2.*

Fig. 2. Drüsenzellen des Drüsenringes. Immersion Zeiss $\frac{1}{12}$. *oc. 2.*

Fig. 3. Entodermzellen vom Körper von *Eudendrium ramosum*.

Fig. 4. Stück eines Tentakels, contrahirt von einem mit Osmiumsäure getötetem Tiere. Die Axenzellen sind stark contrahirt. *F. oc. 2.*

Fig. 5. Stück eines Tentakels im ausgestreckten Zustande von einem mit Alk. abs. getötetem Polypen. Man erkennt, wie der Kern an Protoplasmafäden aufgehängt ist.

Fig. 6. Ein Polyp von *Eudendrium racemosum* mit der langen Nesselpeitsche = *np.*

Fig. 7. Radialschnitt durch *Eud. racemos.* Der Trichter in aufgeklapptem Zustande.

Fig. 8. Stück des Trichters (Hypostoms) stärker vergr. Man sieht am Grunde des Entoderms die auf dem Querschnitte getroffenen Muskelfibrillen = *entm.*

Fig. 9. Tangentialschnitt durch das Hypostom desselb. Polypen.

Fig. 10. Entoderm mit Drüsenzellen desselb. Polypen. Imm. $\frac{1}{12}$. *oc. 4.*

Fig. 11. Drüsenzellen aus dem Entoderm von *Pennaria Cavo-
linii.* Imm. $\frac{1}{12}$. *oc. 4.*

Fig. 12. *Pennaria Cavolinii.* *A. oc. 1.*

Fig. 13. Oraltentakelspitze vergrößert. *D. oc. 2.* Man sieht die Makro- und Mikrocnidien.

Fig. 14. Aboraltentakel desselben Polypen. *A. oc. 2.*

Fig. 15. Stück eines Aboraltentakels macerirt. *ect. = Exo-
derm.*

Fig. 16. Exoderm, Pseudopodien nach dem Perisark entsen-
dend. *Penn. Cav. D. oc. 2.*

Fig. 17. Querschnitt durch das Coenosark v. *Pennaria C.*

Fig. 18. Querschnitt durch das Coenosark von *Corydendr. pa-
rasiticum.*

Fig. 19. Polyp von *Corydendrium parasiticum.*

Tafel XXII.

Fig. 1. *Actinula* von *Tubularia coronata* nach dem Ausschlüpfen aus dem Gonophor. (Stadium 1).

Fig. 2. Weiteres Stadium. Anlage der vier Oraltentakeln. (Sta-
dium 2).

Fig. 3. Desgleichen *Actinula* mit entwickelten Oraltentakeln. (Stadium 3).

Fig. 4. Radialschnitt durch Stadium 2, um die Anlage des Aboralwulstes mit den Bindesubstanzzellen darzustellen.

Fig. 5. Tangentialschnitt durch Stadium 3. *ch.* = Chitinskelett. *entw.* = Entodermaler Aboralwulst.

Fig. 6. Tentakelende von Stadium 3, um die eine Reihe der Axenzellen zu zeigen.

Fig. 7. Tentakelende von derselben Actinula. Es sind schon zwei Reihen von unregelmässigen Axenzellen kenntlich.

Fig. 8. Junge Actinula im Gonophor von *Tubularia mesembryanthemum*. Es entstehen die Tentakel und zugleich der Mund in Gestalt eines Kreuzes. *A. oc.* 2.

Fig. 9. Actinula vor dem Ausschlüpfen. *Tub. mesbr.*

Fig. 10. Actinula nach dem Ausschlüpfen mit vier Oralentakeln. *Tub. mesbr.*

Fig. 11. Actinula, 1 Tag nach der Festsetzung. *Tub. mesbr.*

Fig. 12. Junger Polyp von derselben Art 2 Tage alt.

Fig. 13. Aelterer Polyp. Das Wurzelskelett beginnt sich zu entwickeln. *ab* die Linie, bis zu welcher die Perisarkanlage reicht.

Fig. 14. Natürliche Grösse des in Fig. 13 vergrössert dargestellten Polypen.

Fig. 15. Fuss Scheibe von *Hydra*, Pseudopodien entsendend.

Fig. 16. Stück des Exoderm von einem Querschnitt von *Carmarina hastata*. *D. oc.* 2. *nkz.* = Nesselkapselzellen. *fs.* = Fortsätze desselben. *gall.* = Stützlamelle.

Fig. 17. Protoplasmareiche Zellen von *Tub. mesembryanthemum*, aus dem Gonoblastidium.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine *Tubularia*, halbschematisch. Das Exoderm ist durch Schattirung vom Entoderm zu unterscheiden. Der Verlauf der Stützlamelle, welche weiss gehalten ist, zwischen Exoderm und dem die Hohlräume auskleidenden Entodermzellen und dem Binde substanzgewebe im Oral- und Aboralwulst ist deutlich zu sehen. *ow.* = Oralwulst. *abow.* = Aboralwulst. *A. oc.* 2.

Fig. 2. Querschnitt durch eine *Tub. coronata* in der Richtung *ab*. *D. oc.* 2.

Fig. 3. Ein Stück desselben stärker vergrössert von *Tubular. coronata*. *F. oc.* 1.

Fig. 4. Querschnitt in der Richtung *ef*.

Fig. 5. Querschnitt in der Richtung *gh*.

Fig. 6. Die Entodermzellen des Knopfes vergrössert.

Fig. 7. Querschnitt in *ik*, um den Exodermwulst des Knopfes mit den Muskelfibrillen zu zeigen.

Fig. 8. Exodermzellen vom Körper. Imm. $\frac{1}{12}$. oc. 4.

Fig. 9. Exodermale Muskelfibrillen, durch Maceration isoliert.

Fig. 10. Exodermzellen vom Tentakel von *Tub. coronata*.

Fig. 11. Entodermzellen aus dem Coenosark von *Tub. mesembryanthemum*. F. oc. 2.

Fig. 12. Chordaähnliche Zellen aus der Tentakelaxe einer *Pennaria* Cav. mit Sublimat behandelt.

Fig. 13. Drüsenzelle einer *Tub. mesembr.* Imm. $\frac{1}{12}$. oc. 4.

Fig. 14. Querschnitt durch den Exodermwulst des Knopfes von *Tubul. coronata*.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Anlage eines Gonophors von *Tub. mesembryanthemum*.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein weiter vorgeschrittenes Stadium. *ex*¹ = äussere Exodermis-schicht. *gf.* = Gefässlamelle. *ex*³ = Schicht, aus welcher sich die Geschlechtsstoffe entwickeln.

Fig. 3. Reifes Gonophor. Die Stützlamelle *stl.* im Gonoblastidium zu sehen.

Fig. 4. Querschnitt durch den oberen Teil eines Gonophors von *Tub. mesembr.*

Fig. 5. Querschnitt durch das Gonophor vom *Tub. indivisa*. Die vier Radiärkanäle sind auf dem Querschnitt getroffen.

Fig. 6. Anlage einer Meduse (*Obelia*) als einfache Ausstülpung vom Exo- und Entoderm. F. oc. 2.

Fig. 7. Weiter vorgeschrittenes Stadium derselben.

Fig. 8. Querschnitt durch Fig. 7.

Fig. 9. Junge *Obeliaknospe*. Die vier Radiärkanäle sind zu erkennen. F. oc. 2.

Fig. 10 a. Reifes Ei vom *Tub. mesembr.* Eine Sonderung in eine äussere Schicht und eine innere von Protoplasmanetzen durchzogene ist zu unterscheiden.

Fig. 10 b. Ei in Furchung begriffen. Die Pseudozellen sind in der vorhergehenden und den folgenden Figuren dunkel gehalten, da sie sich stärker mit Farbstoff tingiren als die übrigen Teile. Querschnitt.

Fig. 11. Weiteres Furchungsstadium. Querschnitt.

Fig. 12. Einzelne Zelle desselben. Querschnitt.

Fig. 13. Gastrula durch Delamination entstanden.

Fig. 14. Entoderm und Exoderm nach Anlage der Gastralhöhle der *Actinula*.

Fig. 15. *Podocoryne Haeckelii*. *a*₁ und *a*₂ Trophopolypen. *b*₁ *b*₂ Machopolypen. *c* Skelettspitze.

Fig. 16. Ein Polypenkopf von oben, um das Mundkreuz, die vier perradialen und die vier interradianen Tentakeln zu zeigen.

Fig. 17. Querschnitt durch *Spongiicola fistularis*. *exw.* = Exodermwulst.

Fig. 18. Coenosarkentoderm von *Plumularia fragilis*. Imm. $\frac{1}{12}$. *oc.* 2. Man sieht, wie einige Zellen sich vergrößert haben, um zu Eizellen zu werden.

Fig. 19 und 20. In Bewegung begriffene Eizellen derselben Art.

Fig. 21. Planula einer *Aglaophenia* kurz nach dem Ausschlüpfen aus dem Gonophor. Man sieht die Bewimperung.

Fig. 22. Planula vor dem Festsetzen. Die Bewegung geschieht mit dem verdickten Ende nach vorn.

Fig. 23. Längsschnitt durch dieselbe. Es ist die Gastralhöhle zur Anlage gekommen.

Tafel XXV.

Fig. 1. *Plumularia fragilis* in nat. Grösse.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine *Plumularia*, um die Einschnü-
rung des Körpers in zwei Teile zu zeigen. *hyp.* = Hypostom.

Fig. 3. Gonophor von *Plumularia*. Wanderung der Eier in dasselbe. *ov.* = Eizelle. *D. oc.* 2.

Fig. 4. Die Eizelle ist von allen Seiten vom Entoderm um-
wachsen worden. *D. oc.* 2.

Fig. 5. Anlage eines Nematophoren von *Plumularia*. *per.* = Pe-
risark. *ex.* = Exoderm. *ent.* = Entoderm. *F. oc.* 2.

Fig. 6. Zwei Nematophoren.

Fig. 7. Ende des rückgebildeten Polypen eines Nematophors.
Die Exodermzellen enthalten an der Spitze desselben Nesselkapseln.
Die Axe besteht aus Entodermzellen, welche durch die Stützlamelle
vom Exoderm getrennt werden.

Fig. 8. Calyx mit Nematophoren von einer *Aglaophenia*.

Fig. 9. Ein Nematophor stark vergrößert von *Aglaophenia*.
nk. = Nesselkapseln.

Fig. 10. Längsschnitt durch einen Polyp von *Sertularia poly-*
zonias. *hyp.* = Hypostom.

Fig. 11. Längsschnitt durch einen Polypen derselben Art, um
das Chitinskelett zu zeigen.

Fig. 12. Querschnitt durch den Stamm von *Antennularia ra-*
mosa, um die Absendung der zwei gegenüberstehenden Aeste zu
zeigen. *A. oc.* 2.

Fig. 13. Querschnitt durch den Stamm an einer Stelle, wo keine Aeste abgehen. *ex.* = Exoderm. *ent.* = Entoderm. *per.* = Perisark.

Fig. 14. Stück des in Fig. 12 gegebenen Querschnittes stark vergrößert. Man sieht im Entoderm die Eizellen. *D. oc. 2. n.* = Nematophor.

Fig. 15. Exodermzellen mit Muskelfibrillen vom Nematophoren einer Plumularia.

Studien über Coelenteraten.

Von

Dr. Otto Hamann,

Assistent am zoologischen Institut zu Jena.

Hierzu Tafel XXVI u. XXVII.

I. Zur Anatomie der Nesselkapselzellen.

Seit längerer Zeit mit Untersuchungen über Hydroidpolypen beschäftigt, widmete ich den Nesselkapselzellen besondere Aufmerksamkeit. Ich glaubte in denselben Sinnesorgane, Tastorgane zu finden und hoffte, einen Zusammenhang mit Nerven constatiren zu können. Umsomehr war eine solche Anschauung berechtigt, als O. und R. Hertwig bei den Actinien die Fortsätze dieser Zellen als Nerven deuten zu müssen glauben.

Wir dehnten die Untersuchungen auf sämtliche Gruppen der Coelenteraten aus. Im Folgenden sollen zuerst die gefundenen Tatsachen gegeben werden, um dann zu sehen, zu welchen Schlüssen dieselben verwendet werden können.

Wir beginnen mit der Betrachtung unseres Süßwassercoelenteraten, der Hydra, welche in beiden Arten, fusca wie viridis, zur Untersuchung diene. An Zerzupfungspräparaten des mit Essigsäure macerirten Tieres gelingt es bald, die Nesselkapselzellen oder Cnidozellen, wie wir im Folgenden dieselben der Kürze wegen nennen werden, zu isoliren. An jeder Cnidozelle findet man die Nesselkapsel, über derselben das Cnidocil und im Plasma der Zelle den Kern eingebettet liegen. An der Basis der Zelle sieht man einen feinen Fortsatz ausgehen, der je nach der Maceration bald kurz, bald lang erhalten ist. Im Allgemeinen ist derselbe bei der grünen Art länger als bei *H. fusca*, was mit der Entwicklung des Exoderms zusammenhängt. Die Zellen sind nämlich bei ersterer Art höher als bei letzterer.

An Schnittpräparaten gelingt es nie, über die ware Endigung dieses Fortsatzes klar zu werden; soviel ist jedoch festzustellen, dass derselbe bis an die Gallertlamelle heranreicht, sich jedoch niemals teilt und auch nicht mit den Muskelfibrillen verläuft. Da die Cnidozellen senkrecht zur Stützlammelle stehen, so steht auch der Fortsatz rechtwinklig zu derselben. Schon hierin ist ein Unterschied zwischen ihm und den Muskelausläufern der grossen Exodermzellen gegeben, da dieselben parallel zur Stützlammelle auflagern.

Von Kleinenberg¹⁾ sind diese Fortsätze in seiner Hydra-Monographie nicht beschrieben worden und ebensowenig von Fr. E. Schultze²⁾. Letzterer Forscher war es jedoch, der die Aufmerksamkeit zuerst auf diese Fortsätze lenkte, indem er sie bei Syncoryne³⁾ entdeckte. Später sind dieselben auch bei Podocoryne⁴⁾ und Tubularia⁵⁾ aufgefunden worden.

Was nun zunächst die Hydroidpolypen anlangt, so untersuchte ich verschiedene Arten der Tubularien, Aglaophenien, Sertularien, Plumularien u. a. Es finden sich bei allen Hydroidpolypen diese Fortsätze vor und sind sie sowol an den Makroknidien, wie Fr. E. Schultze die grossen Cnidozellen nennt, vorhanden als wie auch an den kleineren, die er Mikroknidien benennt.

Betrachten wir Pennaria Cavolini. Die Cnidozellen stehen hier an den Enden der Oraltentakeln dicht gedrängt, so wollen wir die um den Mund herumstehenden Tentakeln im Gegensatz zu dem zweiten Tentakelkranz an der Basis des Körpers, den Aboraltentakeln nennen. Sie stehen hier in Haufen angeordnet und zwar convergiren die Fortsätze nach der Stützlammelle zu. Man hat diese Tentakeln wegen der Anhäufung der Cnidozellen geknöpft genannt. An Schnitten lassen sich die Fortsätze bis an die Stützlammelle verfolgen. Ein Umbiegen derselben und eine etwaige Auflagerung auf derselben in Form von Fasern ist nicht zu sehen.

Wenden wir uns nun gleich zu dem Genus Tubularia, von welchem drei Arten, *T. mesembryanthemum*, *larynx* und *coronata* untersucht wurden.

Ciamician beschreibt in einer Arbeit, welche betitelt ist:

1) Kleinenberg, Hydra, Leipzig 1872.

2) Fr. E. Schultze, Cordylophora, Leipzig 1871.

3) Fr. E. Schultze, Syncoryne Sarsii, Leipzig 1873.

4) Grobben, Sitzungsber. d. Wiener Akademie 1875.

5) Ciamician, Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie Bd. 32.

„Ueber den feineren Bau der Tubularien u. s. w.“ diese Fortsätze bei *T. mesembryanthemum*. Seine Darstellung des feineren Baues erstreckt sich jedoch nur auf die Untersuchung der Tentakeln unter dem Mikroskop! Nun sind dieselben schon an und für sich ziemlich durchsichtig und hat es derselbe deshalb für unnötig befunden, die Schnittmethode zur Hilfe zu nehmen. Infolge dessen ist er zu falschen Anschauungen gelangt, wie ich an einem anderen Orte dargetan habe.

Nach diesem Autor sollen die Fortsätze sich zu einer Schicht feinsten Fibrillen über den Muskelfibrillen auflagern. Nie habe ich dies beobachten können. Kein Querschnitt durch die Tentakel, kein Schnitt durch das Tier zeigt ein solches Verhalten. Es be ruht diese, wie fast alle anderen Beobachtungen in dieser Arbeit auf Täuschungen.

Die Fortsätze enden bei *Tubularia* zwischen den Muskelfibrillen, das heisst, sie können nicht weiter verfolgt werden. Um über ihre ware Endigung klar zu werden, ist diese Gattung ein schlechtes Objekt, da diese Fortsätze sehr fein sind.

Das Ektoderm der Tubularien besteht erstens aus den schon von *Hydra* her bekannten grossen Exodermzellen, zweitens aus kleineren Zellen, welche zwischen den grösseren an der Basis zerstreut liegen und oft auf weite Strecken garnicht zu finden sind. Diese beiden Zellenarten liegen einer Schicht von echten Muskelfibrillen auf, welche wiederum der Stützlamelle aufliegt.

Die Cnidozellen entsenden nun einen oder mehrere, oftmals beobachtet man drei, feine Fortsätze nach der Stützlamelle. Schon an jungen *Actinulae* kann man dieselben beobachten (s. Fig. 10 Taf. XXVI).

Wir wollen hier nicht näher auf die Beschreibung der übrigen Polypen eingehen. Wir constatiren das Vorkommen von Fortsätzen bei sämtlichen Polypen.

In Fig. 14 sind Cnidozellen von oben gesehen, wie sie an Carmin-Canadabalsampräparaten sich zeigen. Das Protoplasma ist dann zu einer sternförmigen Figur um die Kapsel zusammengeschrumpft.

In Fig. 17 ist von *Pennaria* eine Makroknidie, in Fig. 19 Cnidozellen von *Aglaophenia* abgebildet.

Wir wenden uns nun zu den Siphonophoren. Hier sind die Fortsätze zuerst von Claus bekannt gegeben und ihre Natur als Stützfasern angesprochen worden.

Bei *Velella spirans* sind die Fortsätze, welche von ziemlicher

Stärke erscheinen, bis an die Stützlamelle zu verfolgen. Sie sind hier weit stärker als die Muskeln. Bei *Velella* finden sich überall im Exoderm, auch auf den Polypen, Ganglienzellen und Nervenfasern zerstreut vor. Ein Uebergang jedoch von diesen Fortsätzen in Nerven ist nirgends, an keinem Quer- oder Längsschnitt zu constatiren. Oft glaubt man, dass dem Fortsatz ein Kern anliege. Doch bei näherem Zusehen findet man, dass dies der Kern mit der Epithelmuskelzelle ist, welche von cylinderförmiger Gestalt erscheint und der Cnidozelle nebst Fortsatz eng anliegt.

An Isolationspräparaten, die durch klopfen erzielt werden, kann man beobachten, wie jeder Fortsatz fest aufsitzt, ob auf der Stützlamelle oder der Muskelschicht, ist jedoch nicht zu unterscheiden — nur soviel ist zu sehen, dass er eben fest auf einer Unterlage aufsitzt, sich jedoch nicht in Form von Fibrillen auf derselben auflegt.

Das ware Verhalten der Fortsätze wird uns erst bei der Untersuchung der *Craspedoten*-Medusen kund. Wir untersuchten *Tiara pileata*, *Geryonia* und *Carmarina hastata*. Die Cnidozellen entsenden überall Fortsätze.

Das schönste Untersuchungsobjekt ist *Carmarina hastata*, die grösste unter den Geryoniden.

Schon an Situspräparaten fallen die Cnidozellen auf mit ihrem langen Fortsatz, der meist von der Zelle selbst sich ablöst.

Legt man nun Querschnitte durch die Tentakel, so erhält man folgendes Bild (Fig. 1, 2, Taf. XXVI).

Zunächst fällt das stark entwickelte Exoderm auf. Die Cnidozellen stehen dicht gedrängt die eine an der anderen. Die eigentlichen Exodermzellen sind von cylindrischer Gestalt.

Die Muskelfibrillen sind in die Stützlamelle gerückt und liegen hier in Faltungen. An feinen Querschnitten kann man nun deutlich die einzelnen Fortsätze der Cnidozellen erkennen und zwar ist hier die Endigung des Fortsatzes in der Stützlamelle zu constatiren. Hiermit ist die Natur der Fortsätze der Cnidozellen als Stützfasern erkannt.

Hat man vor dem Schneiden mit Pikrocarmin, welchem man 3 % Ammoniakcarmin zugefügt hat, den Tentakel gefärbt, so wird die Stützlamelle nebst den ausgehenden Fortsätzen rosa gefärbt und der direkte Uebergang von Fortsatz in die Stützlamelle ist schön und deutlich zu erkennen.

Auch an Isolationspräparaten, welche zur Controle angefertigt

wurden, überzeugt man sich von der Richtigkeit der eben gegebenen Darstellung.

Zur Darstellung von Isolationspräparaten eignet sich folgende Methode. Man fertige nicht zu dünne Schnitte, welche man in Glycerin untersucht und isolirt die einzelnen Teile durch klopfen auf das Deckglas. Oder, falls man in Paraffin eingebettet hatte, bringe man die Schnitte wiederum in Alkohol zurück und isolire nun die einzelnen Gewebelemente durch klopfen. In vielen Fällen ist diese Methode der Macerirung vorzuziehen, da die Gewebe nicht leiden.

Oft findet man, dass sich der Fortsatz einer Cnidozelle in zwei Ausläufer teilt, welche dann getrennt zur Stützlamelle laufen. —

Was nun die höheren Medusen, die Acraspeden anlangt, so wurde *Pelagia perla* und *noctiluca* untersucht. An Querschnitten durch den Tentakel, der sich am besten von allen Organen der Medusen zur Untersuchung der Cnidozellen eignet, findet man zunächst das Exoderm mit der Muskelschicht am Grunde derselben. Die stark entwickelte Muskulatur ist auch hier der mächtigen Stützlamelle eingelagert und stellt das in Fig. 3 gegebene Bild dar. In Fig. 4 ist ein Stück des Exoderm stärker vergrößert abgebildet, um die Fortsätze der Cnidozellen zu zeigen. Jede Cnidozelle entsendet Fortsätze und zwar meist drei aus, während an anderen nur ein einziger beobachtet wird. Die Endigung der Fortsätze ist hier wegen der Feinheit der Fortsätze nicht zu sehen, doch steht auch hier soviel fest, dass dieselben nicht etwa sich in Gestalt von Muskelfibrillen oder gar Nerven verzweigen. —

Es bleiben nun noch die Actinien übrig, bei welchen O. und R. Hertwig den Fortsatz als Nerven deuten zu können glauben. Das entwickelte Tier schien mir zur Untersuchung nicht geeignet und nahm ich deswegen die Larven vor. An Quer- und Längsschnitten durch junge Larven, bei welchen sich bereits 8 Septen angelegt hatten, ist nun der Uebergang des Fortsatzes in die Stützlamelle zu constatiren. An diesen jungen Larven geht der ziemlich stark entwickelte Fortsatz senkrecht zur Stützlamelle. Als nervös kann derselbe deshalb nicht bezeichnet werden und sind die Cnidozellen auch bei den Actinien keine Sinnesorgane.

In Fig. 20 ist eine Cnidozelle einer Actinienlarve abgebildet, während in Fig. 24 zwei Stützzellen, welche ebenfalls auf der Stützlamelle inseriren, abgebildet sind.

Entstehung der Fortsätze und Deutung der Cnidozellen.

Wir treten nun an die Fragen heran: Wie sind diese Fortsätze entstanden und wie haben wir nach den mitgeteilten Beobachtungen die Cnidozellen als Sinnesorgane zu deuten?

Wenn wir an die Beantwortung der ersten Frage gehen, so müssen wir gestehen, dass wir nur Vermutungen über den Ursprung der Fortsätze vorbringen können.

Wir wissen bestimmt, dass die Cnidozellen interstitielle Zellen sind, welche eine Nesselkapsel im Inneren gebildet haben und dann aus der Tiefe nach der Peripherie des Exoderms wandern. Dass die Kapsel vom Protoplasma der Zelle ausgeschieden wird und nicht aus der Umbildung des Kernes entsteht, ist durch das Auffinden desselben nach der Entstehung der Kapsel entschieden.

Man kann nun entweder den Fortsatz als Rest der Bildungszelle der Nesselkapsel ansehen, oder aber als ein neues Produkt derselben.

Wir müssen, denn dies ist das Wahrscheinlichere, der interstitiellen Zelle die Tätigkeit zuerkennen, eine Kapsel zu erzeugen und zugleich einen Fortsatz auszuschleiden, welcher mit der Stützlamelle in Verbindung tritt. Dieser Fortsatz ist, wie die gleiche Färbung mit der Stützlamelle zeigt, von derselben oder doch sehr ähnlichen Beschaffenheit. Er ist nicht ein einfacher Protoplasmafortsatz, denn warum sollte man denselben dann nicht stets bei jeder beliebigen Maceration noch in Verbindung mit dem Plasma der Zelle finden? Dass man ihn nur bei sehr sorgfältiger Maceration bei den meisten Coelenteraten antrifft, hat seinen Grund in der verschiedenen Beschaffenheit seiner Substanz von dem Protoplasma der Bildungszelle.

Lange Zeit hat man ja überhaupt diese Fortsätze nicht gefunden, erst mit den neueren Methoden war es möglich, sie zu entdecken. So beschreibt Möbius¹⁾, der erste, welcher die Cnidozellen auf Funktion und Entstehung näher untersuchte, dieselben noch nicht.

Wie haben wir nun die Nesselkapseln zu deuten? Sind sie Sinnesorgane?

¹⁾ Möbius, Ueber den Bau, Mechanismus und Entwicklung der Nesselkapseln. Abhandlungen des naturwiss. Vereins zu Hamburg, 1866.

Was die Fortsätze anlangt, so wurden dieselben von Körtneff in seinen Untersuchungen über Lucernarien schlechthin als Nerven angesprochen, eine Ansicht, die jeder Begründung entbehrte und bereits von Claus¹⁾ zurückgewiesen wurde. Was nun aber zu Gunsten einer Deutung als Sinnesorgane spricht, ist das Vorhandensein des von Fr. E. Schultze²⁾ näher beschriebenen und Cnidocil benannten Härchens, „welches neben dem Ausstülpungspole der Nesselkapsel abgeht als eine direkte Fortsetzung des die Kapsel umhüllenden körnigen Zellenleibes.“

Gewiss lag zunächst nichts näher, als dieses Härchen, welches über die Exodermzellen frei hervorragt, als ein den Sinneshärchen der Medusen homologes Gebilde zu erklären. Ein Nachweis jedoch musste vor allem erbracht werden, wenn man die Cnidocillen selbst als Sinnesorgane betrachten sollte, nämlich der des Zusammenhanges mit Nerven.

Die Deutung, welche von Fr. E. Schultze über die Funktion der Cnidocillen aufgestellt ist, halte ich für die der Wahrheit am nächsten kommende. Sie wird durch die Beobachtungen, über die wir oben berichteten, gestützt. Der genannte Forscher findet in dem auf die Cnidocillen ausgeübten Druck den ersten Anstoß zur Entladung der darunter gelegenen Kapsel, sei es nun, dass man sich eine direkte Uebertragung dieses Druckes auf die als Basis jeden Härchens dienende Protoplasmahülle der Nesselzellen und durch diese auf die Seitenwand der Kapsel, oder eine durch den mechanischen Reiz hervorgerufene Kontraktion des Protoplasmas der Nesselzelle vorstellt.“

Dieser Ansicht pflichte ich bei und halte, da nachgewiesen ist, dass der bei allen Cnidocillen vorkommende Fortsatz mit der Stützlamele in Zusammenhang steht, und folglich als Stützfaser betrachtet werden muss, die Ansicht für widerlegt, welche in den Cnidocillen Sinneszellen zu finden glaubte. Es sind teils zum Schutze, teils zum Fangen der Beute dienende Waffen, worauf auch die in den Kapseln enthaltene Flüssigkeit, welche der Ameisensäure nahe steht, hinweist, durch welche die mit dem aus der Kapsel hervorgeschnehten Faden in Berührung gekommenen Tiere getötet werden. —

1) Claus, Ueber *Halistemma tergestinum*, Wien, 1878. pag. 41.

2) Fr. E. Schultze, *Cordylophora*.

II. Die Pseudopodienzellen bei Hydra.

Ogleich Hydra in ihren beiden Arten schon so oft Objekt der Untersuchungen gewesen ist und durch die Monographie Kleinenbergs der Gegenstand erschöpft zu sein schien, so ist dennoch Manches unaufgeklärt. So ist bisher die Frage: Wie geschieht die Anheftung an fremde Gegenstände vermittels des Fusses? noch nicht näher beantwortet. Während die Hydroidpolypen des Meeres einmal festgesetzt auf ihrem Flecke verharren, so kann, wie bekannt, Hydra ihren Ort beliebig wechseln.

Betrachtet man den Fussteil einer Hydra, es ist gleich, welche Art es ist, so erkennt man, dass die Exodermzellen derselben von anderer Beschaffenheit sind als die des übrigen Körpers. Schon Kleinenberg bemerkte den Unterschied und bildet auf der ersten Tafel seiner Monographie einige solche Zellen ab.

Diese Zellen sind von cylindrischer Gestalt; ihr Inhalt erscheint nicht wie der der übrigen Zellen hell, sondern das Protoplasma ist fein granuliert. Nach vorhergegangener Färbung tritt in jeder Zelle ein Kern hervor, der mit seinem Kernkörperchen meist in der Mitte der Zelle liegt.

Isolirt man aber die Zellen durch Maceration, so treten die als Muskelfibrillen bekannten Fortsätze zu Tage. Während aber an den Exodermzellen des Körpers von jeder Zelle zwei Fibrillen ausgehen, findet sich hier immer nur einer an jeder Zelle.

Ursprünglich sind also diese Zellen Nervenmuskelzellen und erst sekundär haben sie die Funktion, Schleim abzusondern, und dadurch die Anheftung des Tieres zu bewirken, erlangt. Dass aber wirklich ein Sekret zur Abscheidung gelangt, erkennt man am besten auf folgende Weise. Man bringt die Hydra auf einen hol geschliffenen Objekträger und deckt die Cavität mit einem Deckglas zu. Binnen kurzem wird es sich mit der Fuss Scheibe an dem Deckglase anheften. Man kann nun vermittels mittlerer Vergrößerung einen hellen Saum von einem schleimartigen Sekrete herrührend, rings um die Fuss Scheibe wahrnehmen. Sieht man länger zu, so erblickt man Pseudopodien, welche von den Zellen der Fuss Scheibe ausgesendet und wieder eingezogen werden. Oder, um es besser auszudrücken, die Zellen der Fuss Scheibe ziehen sich in Pseudopodien aus, während das Tier in Bewegung ist.

Hydra bewegt sich meist vermittels der Tentakeln vorwärts und rückt nun die Fuss Scheibe auf der Unterlage gleitend nach.

Während sich die einzelnen Zellen in Pseudopodien ausziehen, gehen die Zellgrenzen gänzlich verloren. Es gewärt nun ein hübsches Bild, wenn man sieht, wie die Protoplasmafäden auftreten, wieder eingezogen werden, während schon wieder andere Fortsätze auftreten, mit einander verschmelzen, um wieder zu regelrechten Zellen zu werden.

Setzt man eine geringe Quantität Essigsäure hinzu, so geschieht die Bewegung des Tieres noch schneller als unter normalen Verhältnissen.

Ich füge noch hinzu, dass in der Fuss Scheibe sich nicht die interstitiellen Zellen finden und dass niemals Nesselkapseln in derselben angetroffen werden.

In Fig. 5 und 6 sind die Fuss Scheiben von in Bewegung begriffenen Polypen von der Seite gesehen dargestellt. Man sieht neben Zellen, welche ihre ursprüngliche Gestalt besitzen, andere, welche in Pseudopodien ausgezogen sind.

Findet nun etwa bei den übrigen Polypen eine gleiche Eigenschaft der Fuss Scheibe, Pseudopodien auszusenden, Statt?

Bei dem Scyphostoma von Aurelia habe ich nie etwas derartiges wahrnehmen können. Die Zellen selbst gleichen denen der Hydra, doch scheinen sie diese Fähigkeit eingebüsst zu haben. Denn dass wir es hier mit einem primitiven Zustande zu tun haben, ist wol einleuchtend.

Was nun die Planulae der Polypen anlangt, so habe ich die Entsendung von Pseudopodien nie sehen können. Die Planulae wechseln aber nie ihren Platz, sondern setzen sich nach längerem Umherschwimmen an einer bestimmten Stelle fest, um hier zum fertigen Polyp auszuwachsen. Es wird von den Zellen der Fuss Scheibe sofort eine chitinartige Masse ausgeschieden, welche die Fixirung vollkommen herstellt.

Bei dem Genus Tubularia bieten die Actinulae zwar auch den Unterschied der Zellformen des Ektoderms dar, doch wird hier bereits während des Umherschwärmens um die Fuss Scheibe ein feines Chitinhäutchen abgeschieden und somit jede etwaige Pseudopodien-ent sendung gehindert.

Ursprünglich werden alle Zellen des Exoderms die Fähigkeit gehabt haben, Pseudopodien auszustrecken.

Die einschichtige Blastosphaera wird ein Haufen von Zellen gewesen sein, welche sämmtlich die Eigenschaft hatten, mittels Pseudopodien sich fortzubewegen. Dadurch aber, dass einzelne Pseudopodien fixirt wurden und zu Flimmerharen umgebildet

erscheinen, ist eine weitere höhere Entwicklungsstufe erreicht. Wir sehen die Flimmerhäre als fixirte Pseudopodien an. —

Ueberdies ist diese Eigenschaft der Pseudopodienentsendung noch insofern allen Zellen des Polypenleibes innewohnend, als sie sofort eintreten kann, wenn ein Vorteil für das Tier damit verknüpft ist. So ist oft das Exoderm in den Chitinrören, dem Perisark in Pseudopodien ausgezogen, welche die Anheftung vermitteln.

Ebenso tritt dieses Verhalten an den Gonophoren und anderen Orten ein, wie ich in einer grösseren demnächst erscheinenden Arbeit dartun werde.

Etwas ähnliches finden wir in den Nematophoren der Plumularien und Aglaophenien. Hier haben die Zellen eine ähnliche Eigenschaft. Doch werde ich auch hierüber an einem anderen Orte berichten.

Ich glaube, dass die mitgeteilte Beobachtung eine neue Stütze ist für die Ansicht, dass Hydra eine der Stammform der Hydroidpolypen sehr nahestehende Form ist.

Denn während bei allen anderen Polypen bereits ein Skelett gebildet wird, ist dies bei Hydra nicht der Fall, es kommt nur zur Ausscheidung eines Sekretes seitens der drüsigen Zellen der Fusscheibe. Es scheint letzteres der primitive Zustand zu sein. Freilich können Gegner dieser Ansicht einwenden, dass im Süßwasser das Skelett rückgebildet worden sei.

Was aber mir zu Gunsten der ersteren Ansicht zu sprechen scheint, ist das Verhalten der Tentakeln bei Hydra. Während dieselben bei allen anderen Polypen solid sind, sind sie hier hohl. Und den ersteren Zustand als den ursprünglichen anzunehmen ist undenkbar und unmöglich, doch hiervon auch an anderem Orte mehr. —

Nach dem Abschlusse dieses Manuskriptes im Dezember 1881 — die Veröffentlichung wurde verzögert — erschien im zool. Anzeiger Nr. 99 1881 eine Mitteilung von Chun über die „Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten.“ Obgleich seine Untersuchungen sich nur auf ein in Osmiumsäure conservirtes Stück einer Siphonophore, Physalia, beziehen, hat er diese gefundenen Tatsachen als für sämtliche Coelenteraten geltend angenommen. Diese Verallgemeinerung ist jedoch nicht richtig. Chun beschreibt, um einen Hauptpunkt hervorzuheben, an den Fort-

sätzen der Nesselkapselzellen eine feine Querstreifung (bei Physalia) und glaubt, sie als Muskelfasern ansprechen zu müssen.

• Mag sich nun dies bewarheiten, so steht soviel fest, dass bei den übrigen Siphonophoren, wie Velellen, bei Halistemma, die Fortsätze nicht muskulöser Natur sind, sondern Stützfasern. In den Angaben von Claus¹⁾ über Siphonophoren wird dies in bestimmtester Weise behauptet und halte ich diese Ansicht für allein richtig und den Tatsachen entsprechend.

Chun stützt sich dann auf die Angaben von Ciamician an Tubularia, und O. u. R. Hertwig. Er sagt, dass die Gebrüder Hertwig die Fortsätze „mit Entschiedenheit“ als nervöse Ausläufer erklärt hätten.

Gerade das Gegenteil ist der Fall. Diese Autoren sagen sehr vorsichtig: „Mehrere Beobachtungen machen es warscheinlich, dass die Nesselzellen mit dem Nervensystem in Verbindung stehen, indem sie nach der Stützlamelle zu sich in feine Fibrillen verlängern“²⁾. An jungen Larven, welche O. u. R. Hertwig nicht untersuchten, ist aber der Zusammenhang mit der Stützlamelle nachweisbar, wie oben bemerkt wurde.

Wie dem nun auch sei, wir halten unsere Anschauung für richtig und glauben, dass die Chunsche Auffassung auch für die Siphonophoren nicht haltbar ist. —

¹⁾ C. Claus, Ueber Halistemma tergestinum, Wien 1878, p. 40/41.

²⁾ O. u. R. Hertwig, Die Actinien. Jena, 1879. p. 176.

Erklärung der Tafeln.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Tentakel von *Carmarina hastata*. *ekt.* = Exoderm mit den Nesselkapseln. *m.* = Muskeln, welche auf dem Querschnitt getroffen sind. *gall.* = Stützlamelle. *ent.* = Entoderm.

Fig. 2. Das mit *x* bezeichnete Stück von Fig. 1 stärker vergrößert, um den Zusammenhang des Fortsatzes (*f*) der Nesselkapsel *nkz.* mit der Stützlamelle (*gall.*) zu zeigen. Zeiss. *D. oc.* 2. Die Exodermzellen, welche zwischen den Stützfäsern liegen, sind nicht mitgezeichnet.

Fig. 3. Querschnitt durch einen Tentakel von *Pelagia perla*. Bezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 4. Ein Stück des Exoderms vergrößert.

Fig. 5. Einzelne Cnidozellen mit Fortsätzen von derselben Art. *cn.* = Cnidozil. *F. oc.* 1.

Fig. 6. Cnidozellen von *Tiara pileata*. *F. oc.* 2.

Fig. 7. Stück eines Schnittes durch einen Polypen von *Velella spirans*. Im Exoderm sieht man die Kapseln mit den Fortsätzen. Zwischen letzteren liegen die pallisadenförmigen Epithelmuskelzellen mit ihren Kernen. *D. oc.* 2.

Fig. 8. Einzelne Cnidozelle mit anliegender Epithelmuskelzelle. *n* = Kern der letzteren.

Fig. 9. Desgleichen.

Fig. 10. Exoderm von einer *Actinula* von *Tubularia larynx*, zwei Tage nach der Anheftung. *n* = Kern der grossen Exodermzellen. Immers. $\frac{1}{12}$. *oc.* 4.

Fig. 11. Zwei Cnidozellen von *Tubularia larynx*. Imm. $\frac{1}{12}$. *oc.* 4.

Fig. 12. Cnidozellen im Zusammenhang von derselben Art. *F. oc.* 2.

Fig. 13. Cnidozellen von oben gesehen von den Aboraltentakeln. Imm. $\frac{1}{12}$. oc. 4. n = Kern der Cnidozelle.

Fig. 14. Desgleichen Cnidozellen von oben gesehen. Canadabalsampräparat. Das Protoplasma bildet eine sternförmige Gestalt um die Kapsel. Imm. $\frac{1}{12}$. oc. 4.

Fig. 15. Drei Cnidozellen von *Hydra viridis*. F. oc. 2.

Fig. 16. Zwei Cnidozellen von *Hydra fusca*. Imm. $\frac{1}{12}$. oc. 2.

Fig. 17. Makroknidie von *Pennaria Cavolini*. F. oc. 2.

Fig. 18. Zwei Mikroknidien von derselben Art. $\frac{1}{12}$. oc. 4.

Fig. 19. Zwei Cnidozellen von *Aglaophenia* aus den Nemato-phoren. $cn.$ = Cnidocil. n = Kern der Zelle.

Fig. 20. Cnidozelle von einer Actinienlarve nach Anlage der acht Septen.

Fig. 21. Palpocil von *Syncoryne Sarsii* nach Fr. E. Schultze.

Fig. 22. Ganglienzellen von *Velella spirans*. Polyp.

Fig. 23. Exoderm einer Actinienlarve, um die Nesselkapselzellen zu zeigen. In der Mitte liegt eine Drüsenzelle. F. oc. 2.

Fig. 24. Stützzellen derselben Art mit den Flimmerharen.

Tafel XXVII.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf *Hydra*.

Fig. 1. Die Ektodermzellen der Fußscheibe von der Seite gesehen am lebenden Tier. F. oc. 2.

Fig. 2. Dieselben Zellen von oben gesehen.

Fig. 3. Zwei isolirte Zellen, um die Muskelfibrillen zu zeigen. In der Mitte der Zelle wird der Kern sichtbar n .

Fig. 4. Die Fußscheibe von der Seite. Man sieht den von den Zellen abgesonderten und zur Anheftung dienenden Schleim. D. oc. 2.

Fig. 5. Die Fußscheibe eines lebenden Tieres. Sämmtliche Zellen sind in Pseudopodien ausgezogen. Die Bewegung geschieht in der Richtung des Pfeiles. D. oc. 2.

Fig. 6. Desgleichen. Man sieht, wie einzelne Zellen ihre Gestalt behalten haben, und andere in Pseudopodien ausgezogen sind. D. oc. 2.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle)
in Jena.

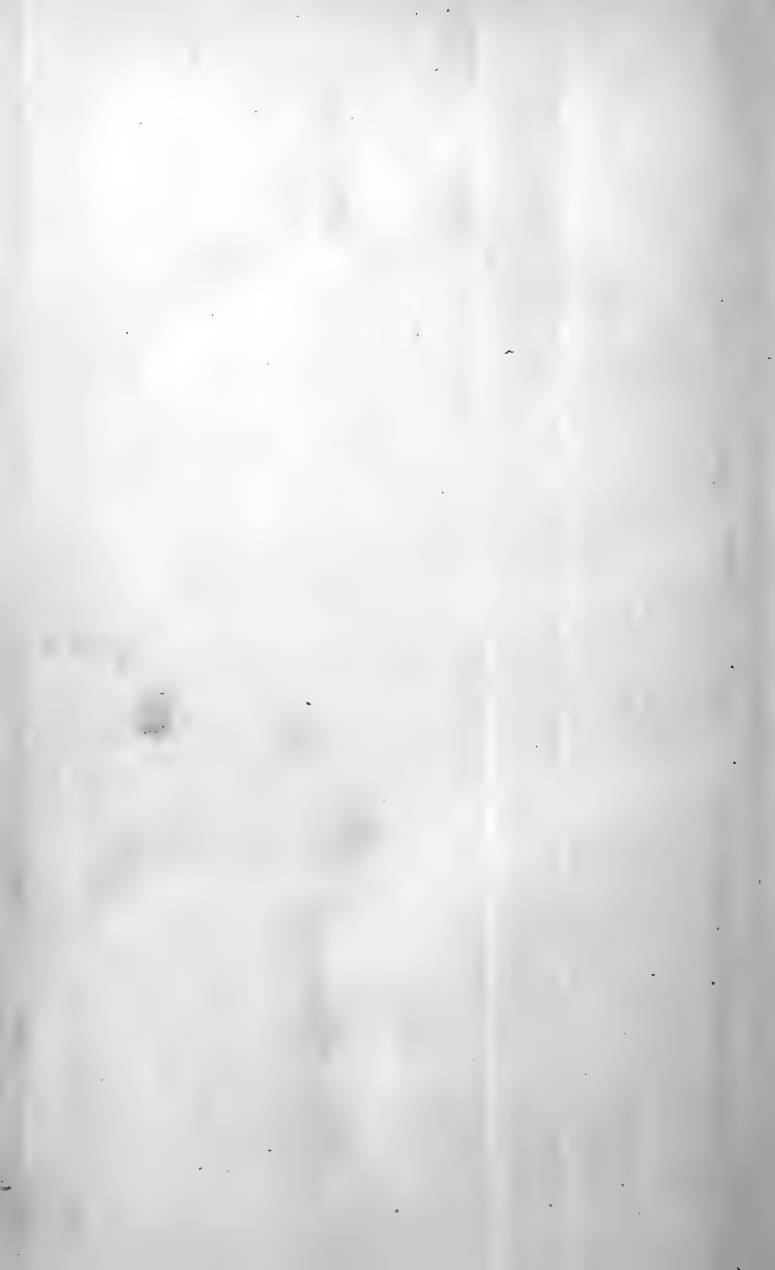


Fig. 1.

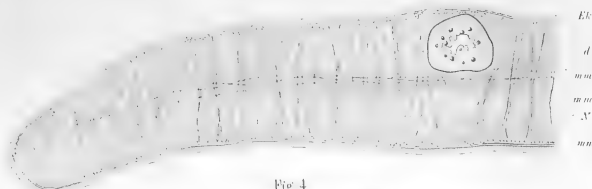


Fig. 4.

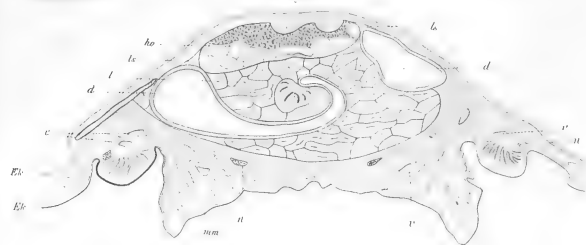


Fig. 7.

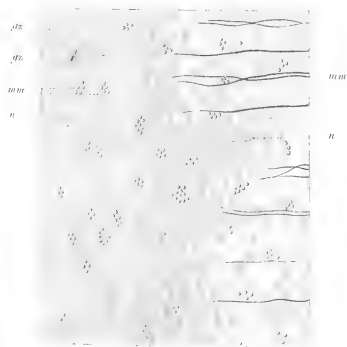


Fig. 8.

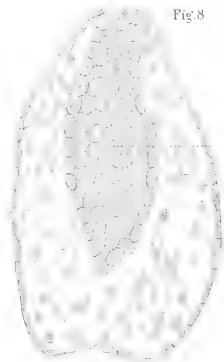


Fig. 2.

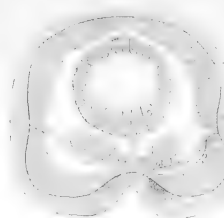


Fig. 5.

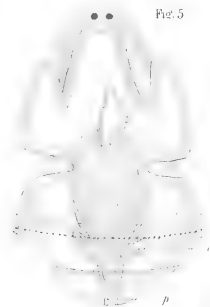


Fig. 10.

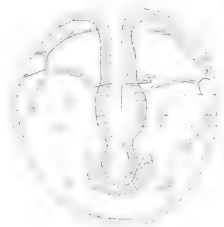


Fig. 3.

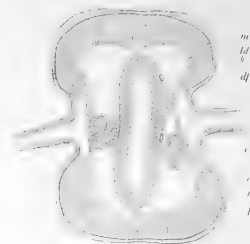


Fig. 6.

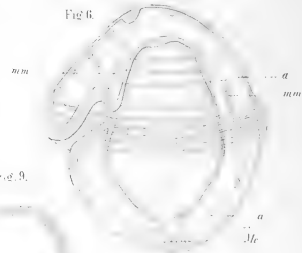


Fig. 11.



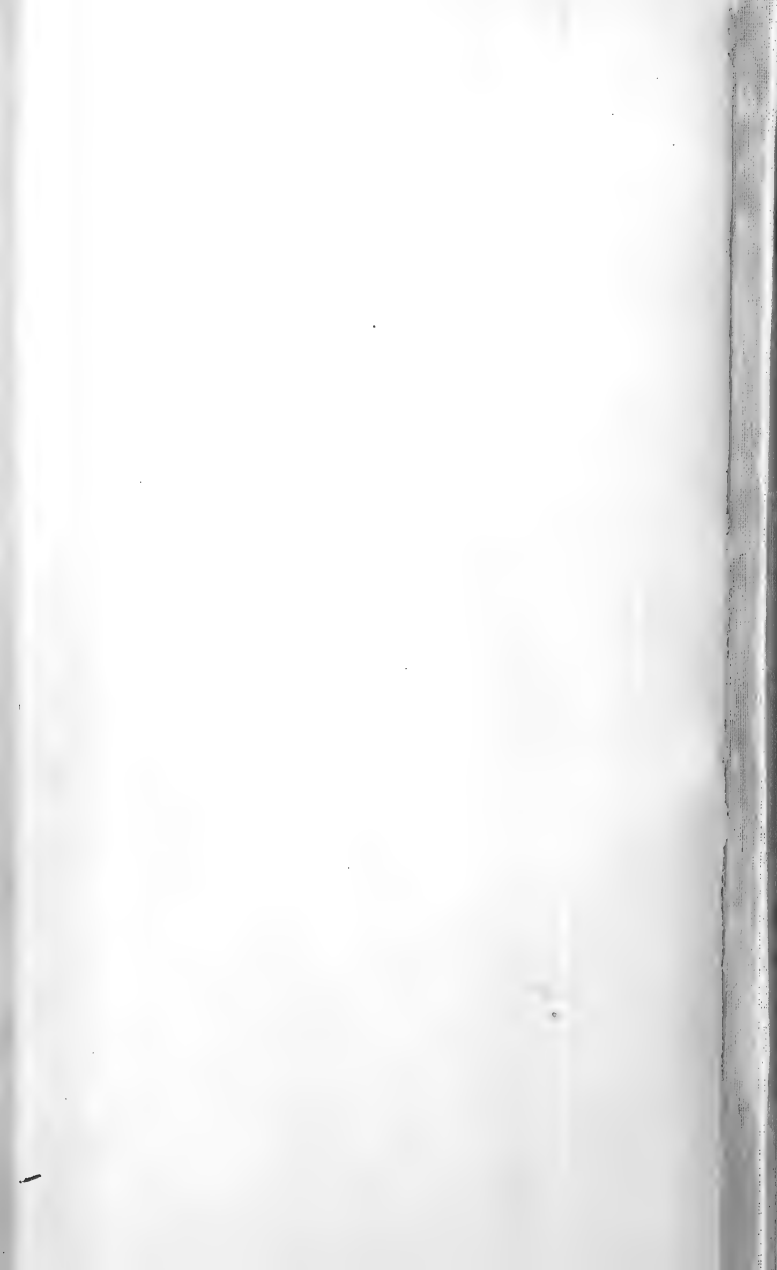


Fig. 1.

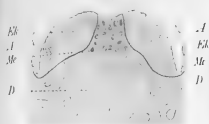


Fig. 2.

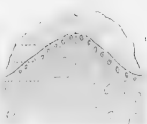


Fig. 3.

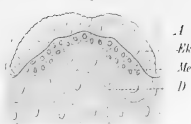


Fig. 4.



Fig. 5.

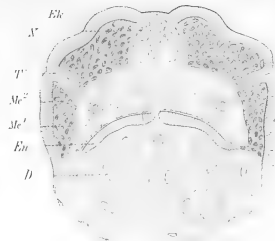


Fig. 6.

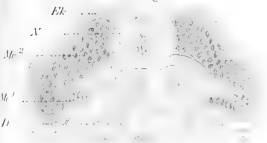


Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.

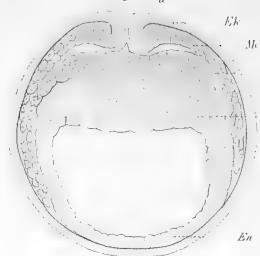


Fig. 10.

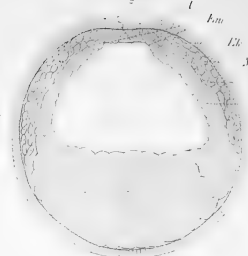


Fig. 11.



Fig. 12.

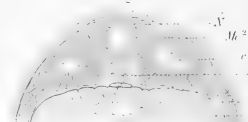


Fig. 13.

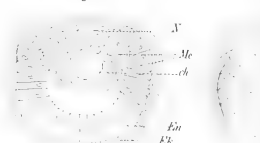


Fig. 14.

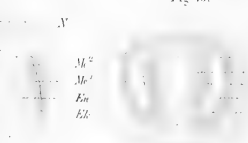


Fig. 15.

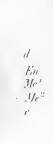


Fig. 17.

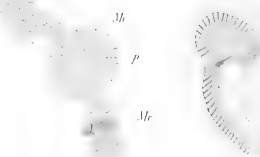


Fig. 16.

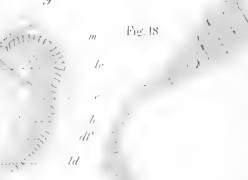


Fig. 18.





Fig. 1.

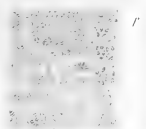


Fig. 2.

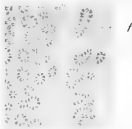


Fig. 3.

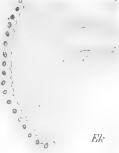


Fig. 4.

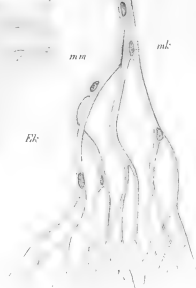


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 9.

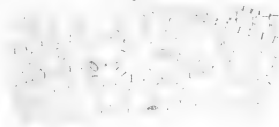


Fig. 8.



Fig. 10.



Fig. 11.

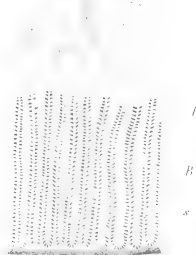


Fig. 12.

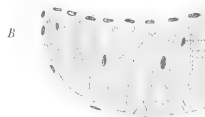


Fig. 13.



Fig. 14.

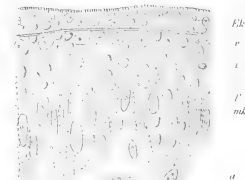


Fig. 15.

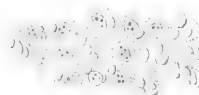


Fig. 16.

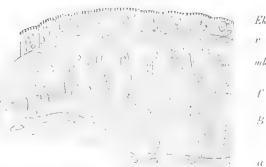


Fig. 17.



Fig. 18.



Fig. 19.

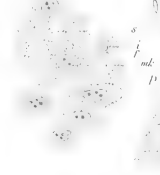
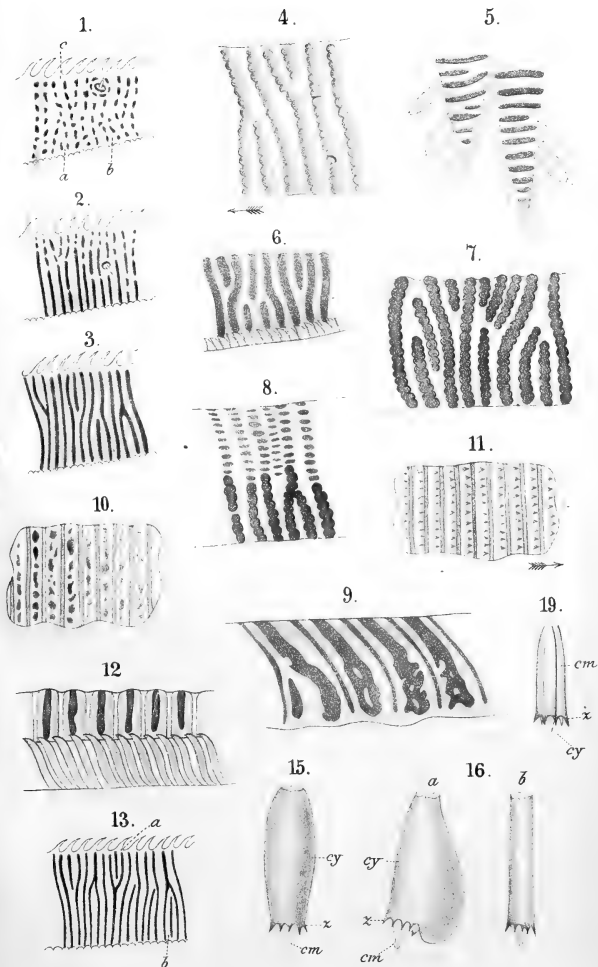
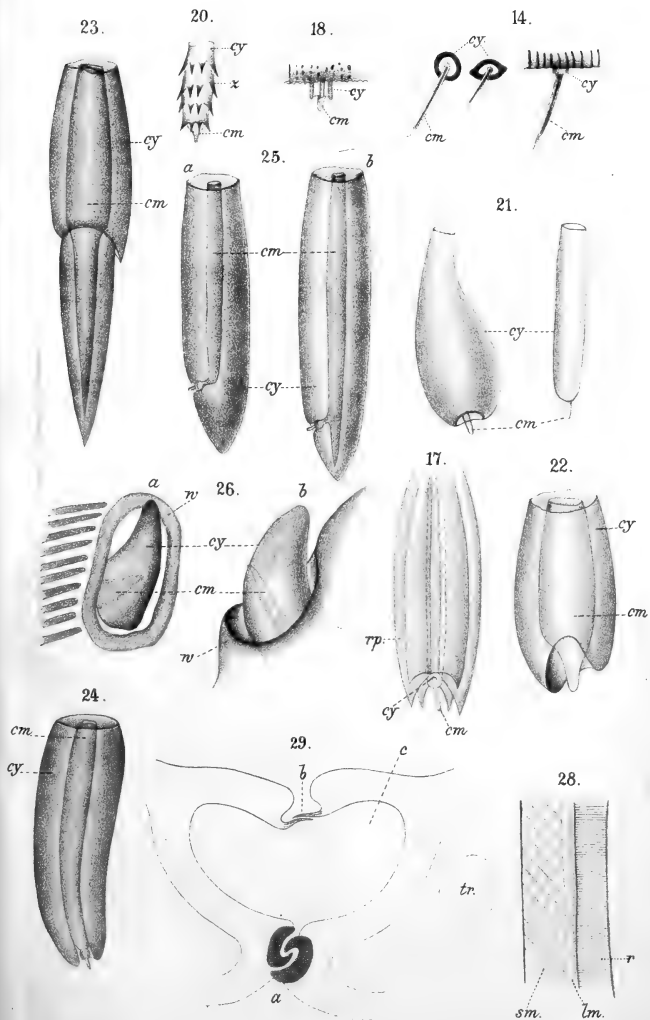
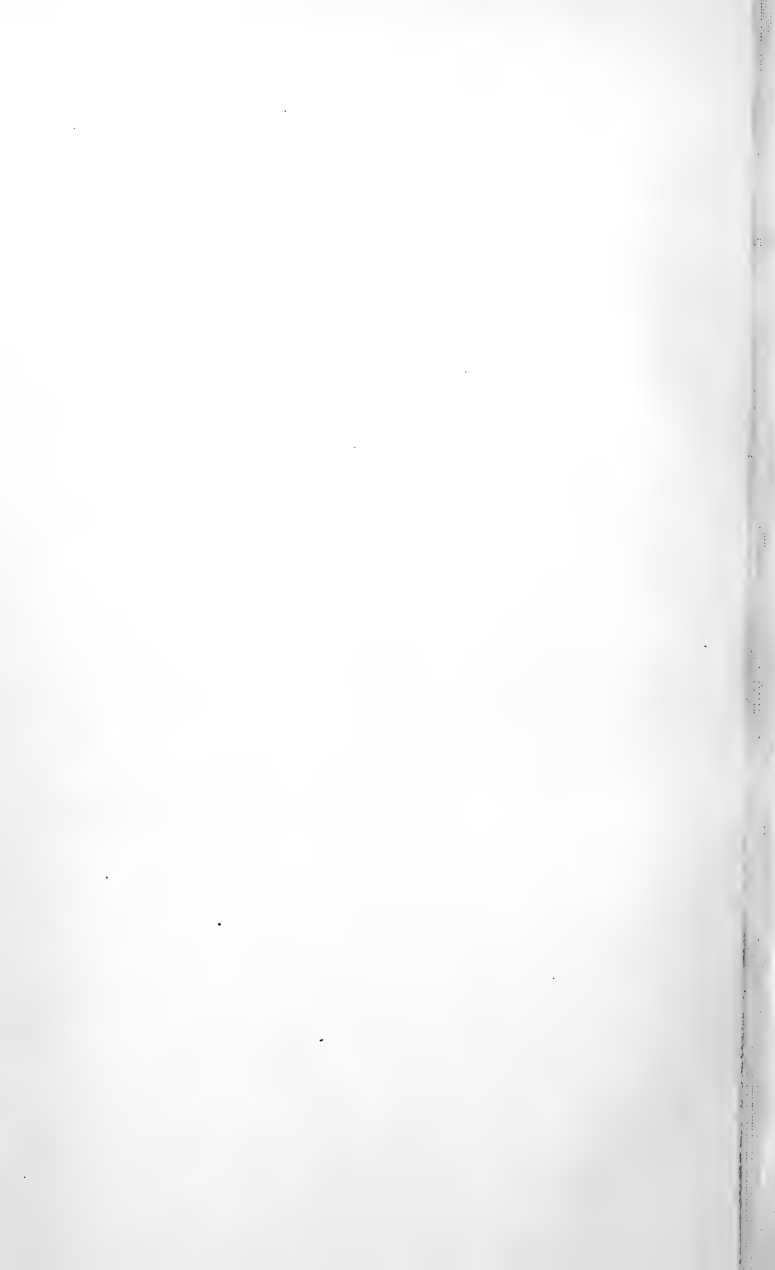


Fig. 20.

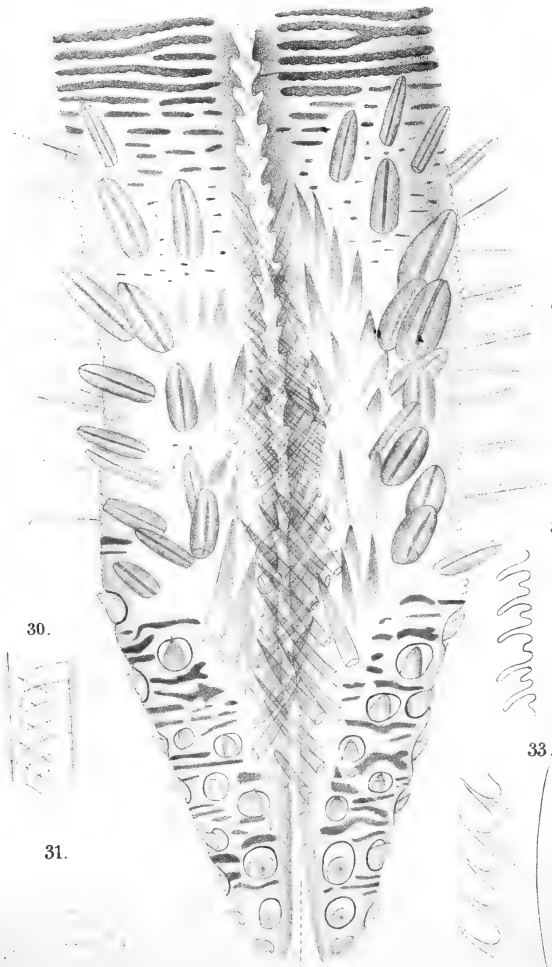








27.



30.

32.

31.

33.

chc

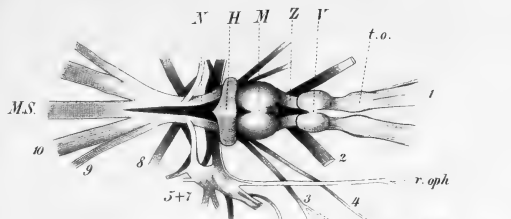


Fig. 1.

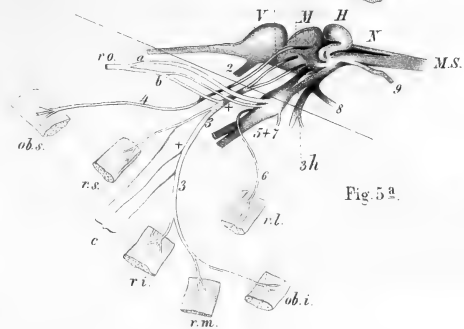


Fig. 5a.

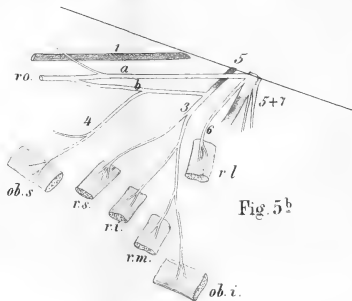


Fig. 5b.

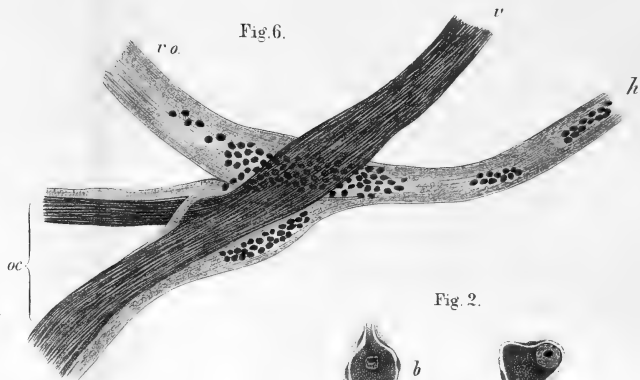


Fig. 6.



Fig. 2.

Fig. 3.

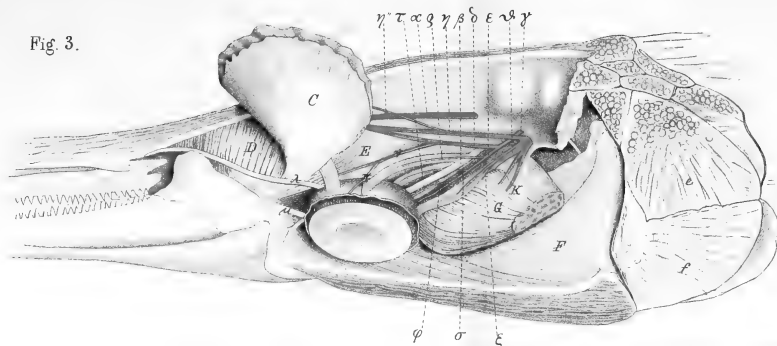
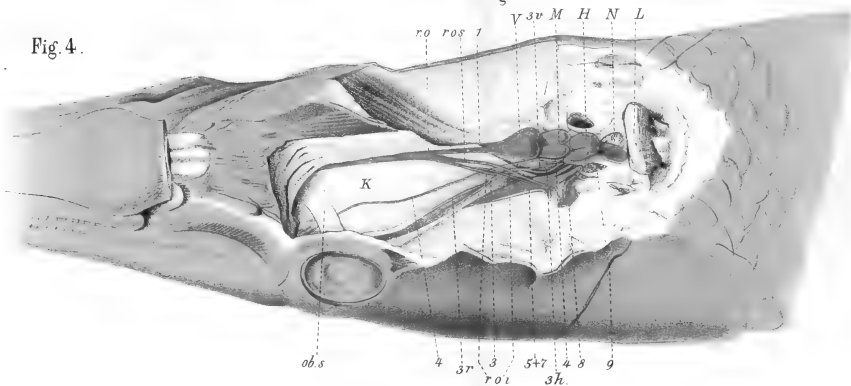
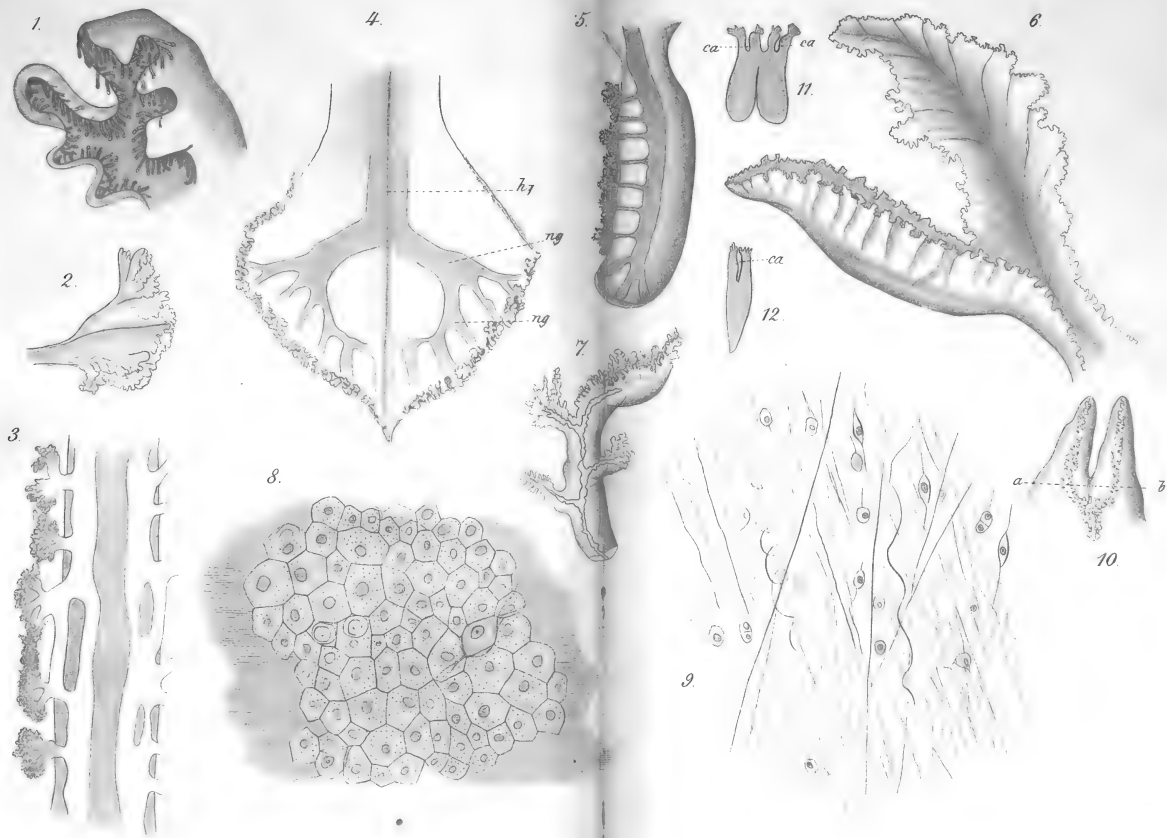
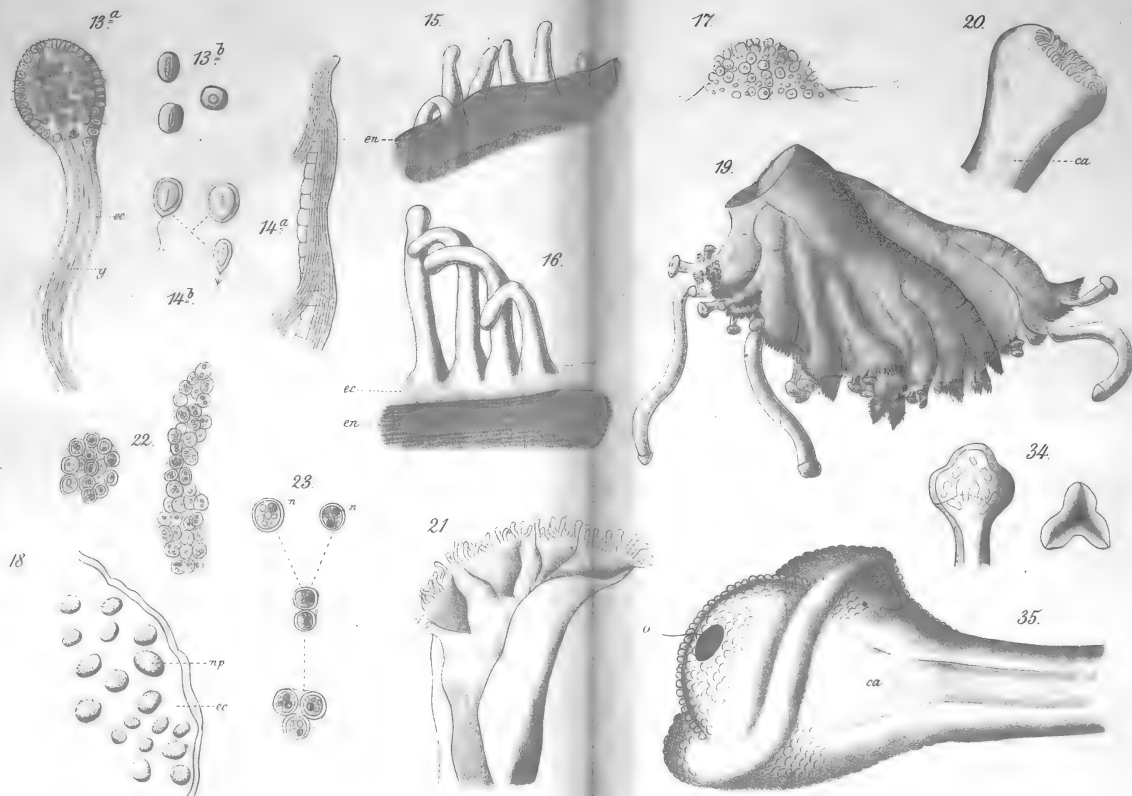


Fig. 4.









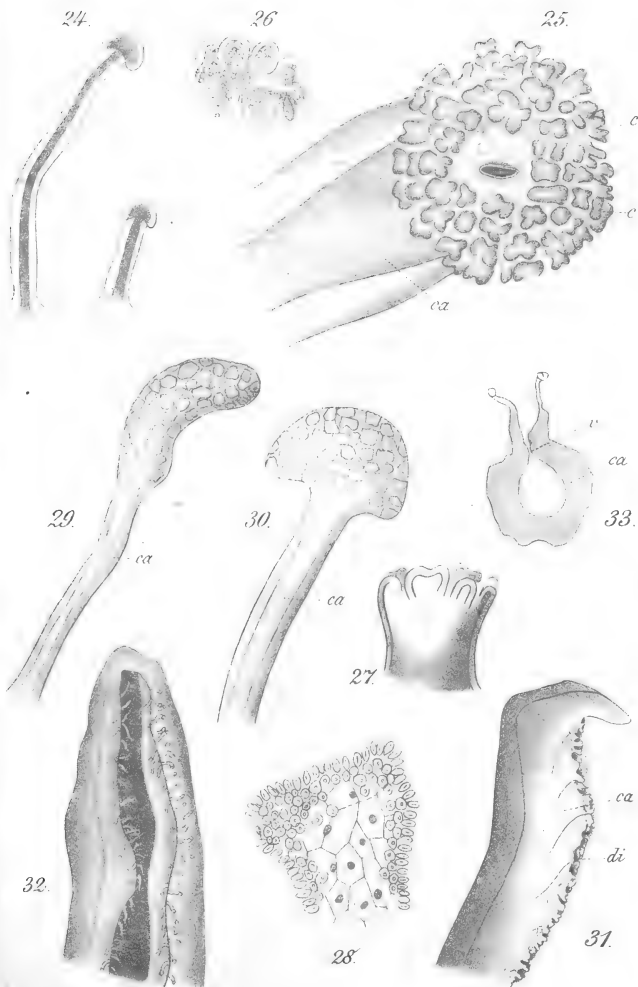


Fig 1.



Fig 2.

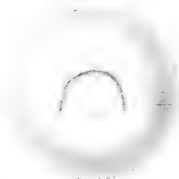


Fig 3.

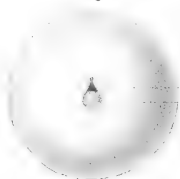


Fig 4.



Fig. 5.

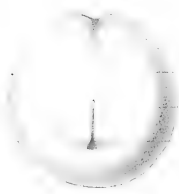


Fig. 6.



Fig 7.



Fig. 8.

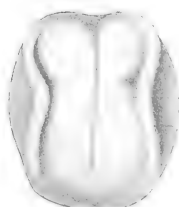


Fig. 9.



Fig 10.

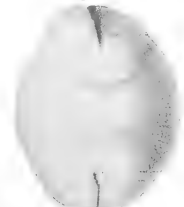


Fig. 11.



Fig 12.



Fig 1.

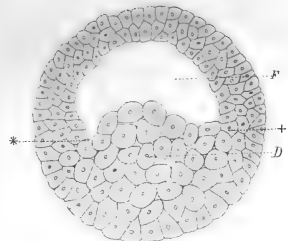


Fig. 2.

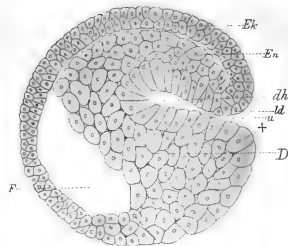


Fig. 3.

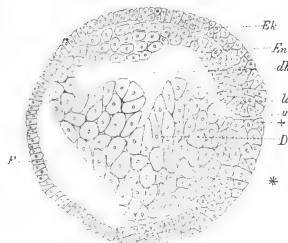


Fig. 4.

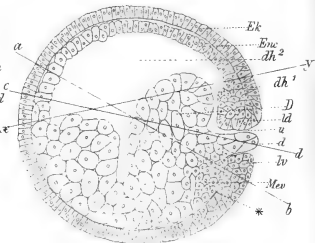


Fig. 9.

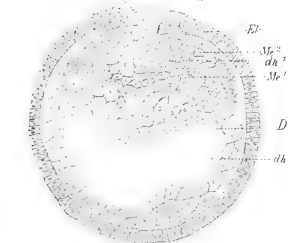


Fig. 10. Z_c

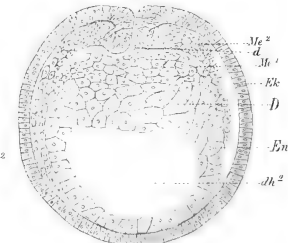


Fig. 5.

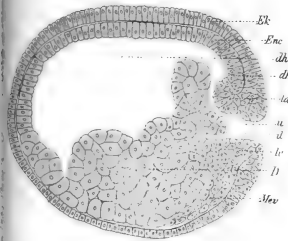


Fig. 6.

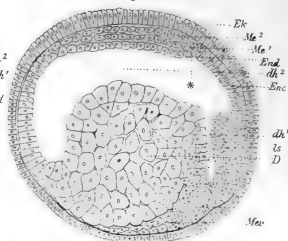


Fig. 7.

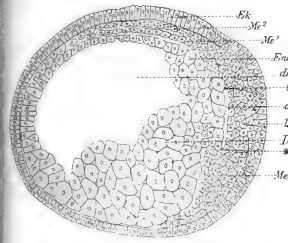


Fig.8.

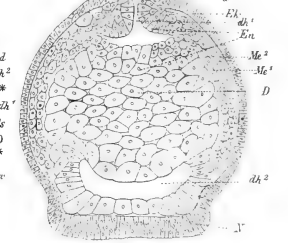


Fig. 11

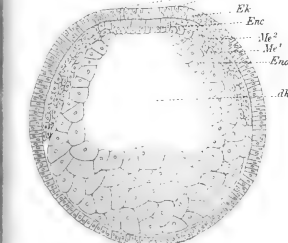
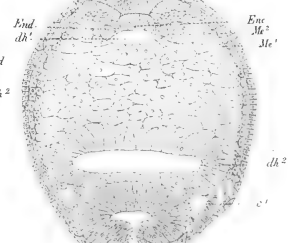
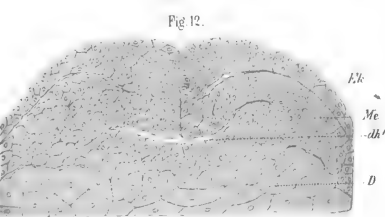
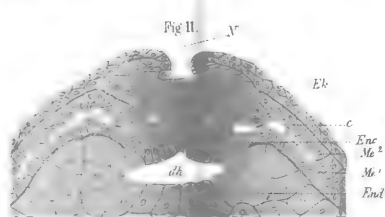
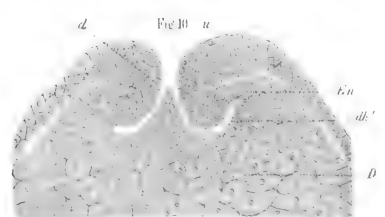
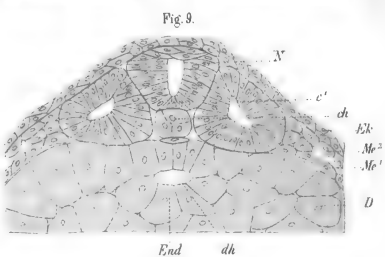
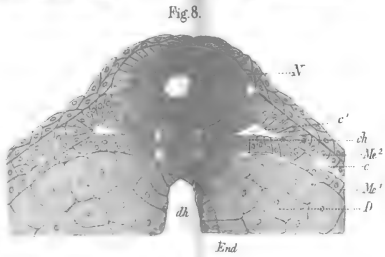
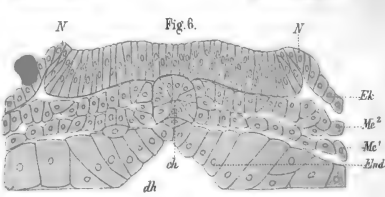
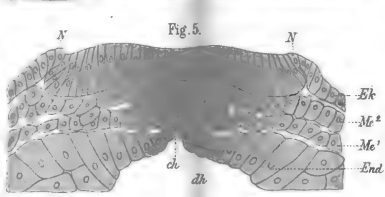
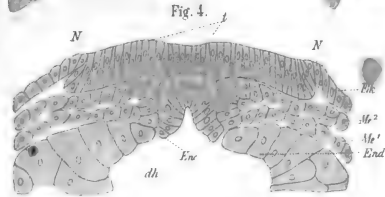
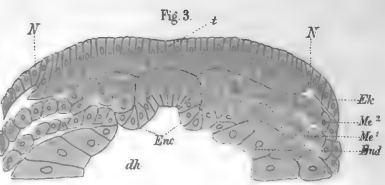
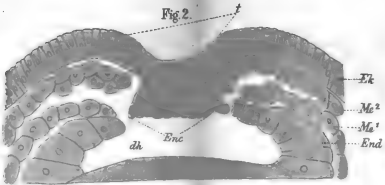
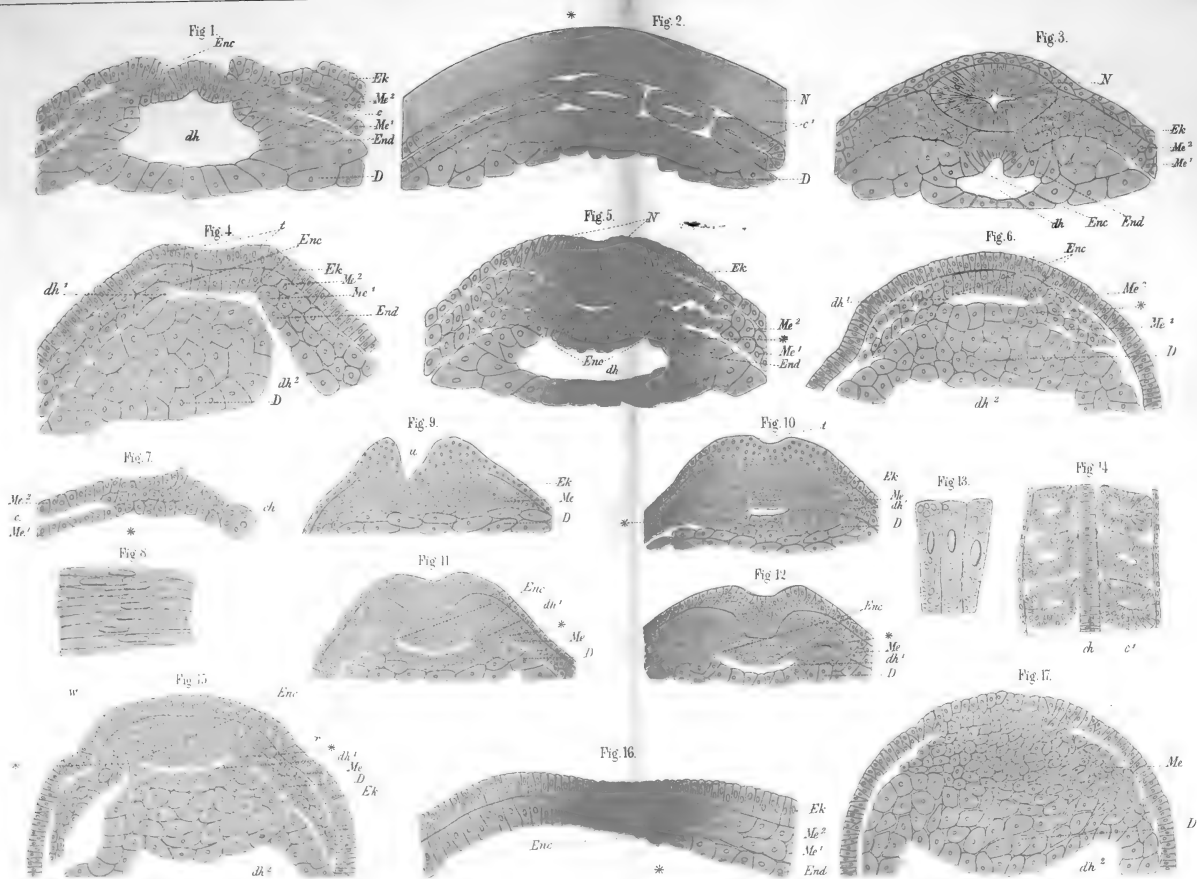


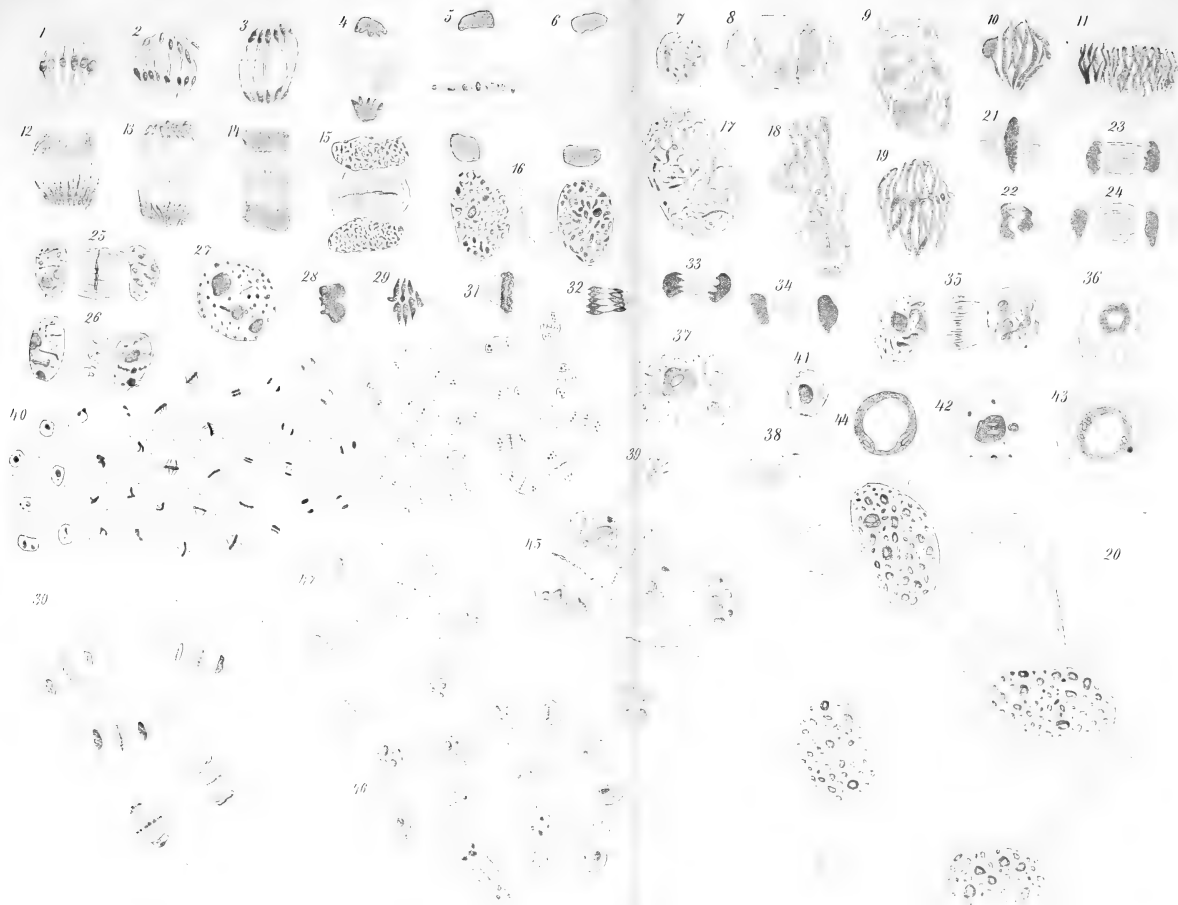
Fig 12





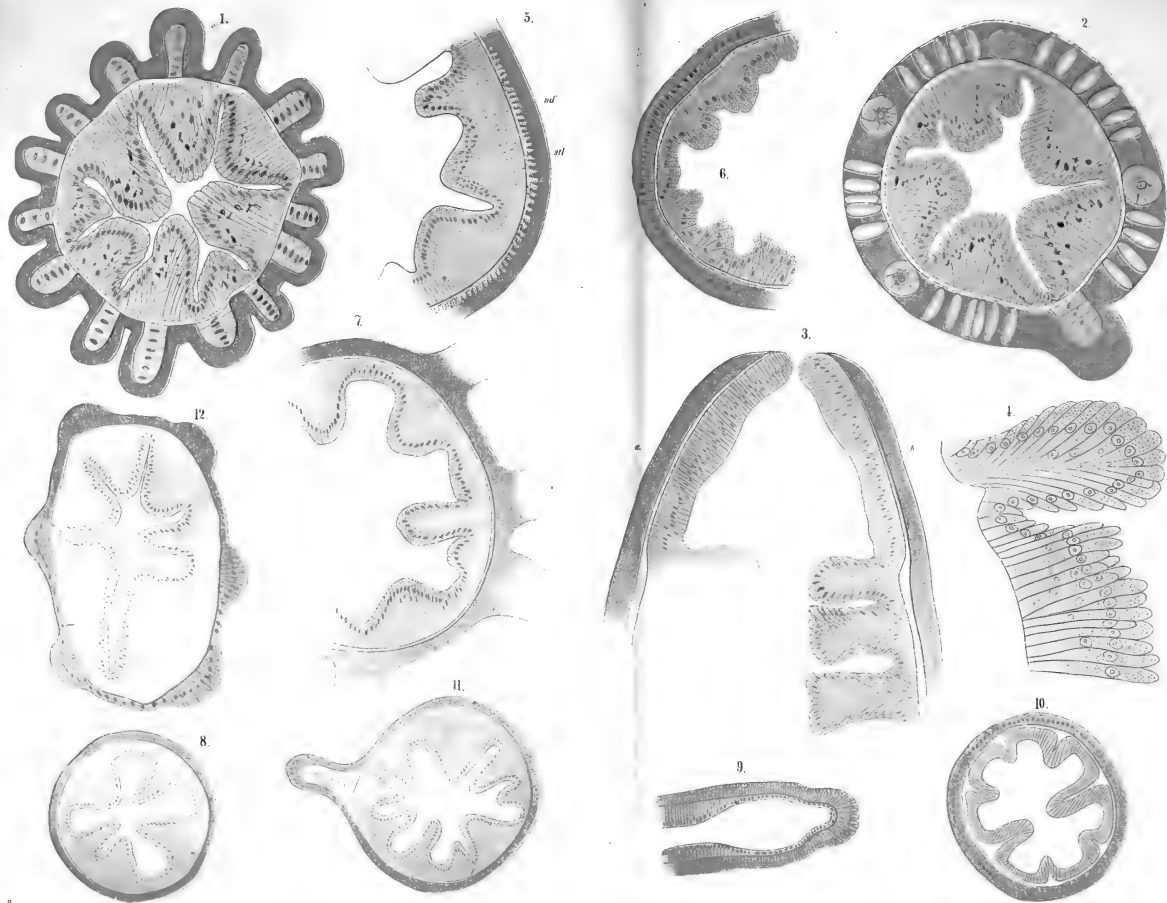




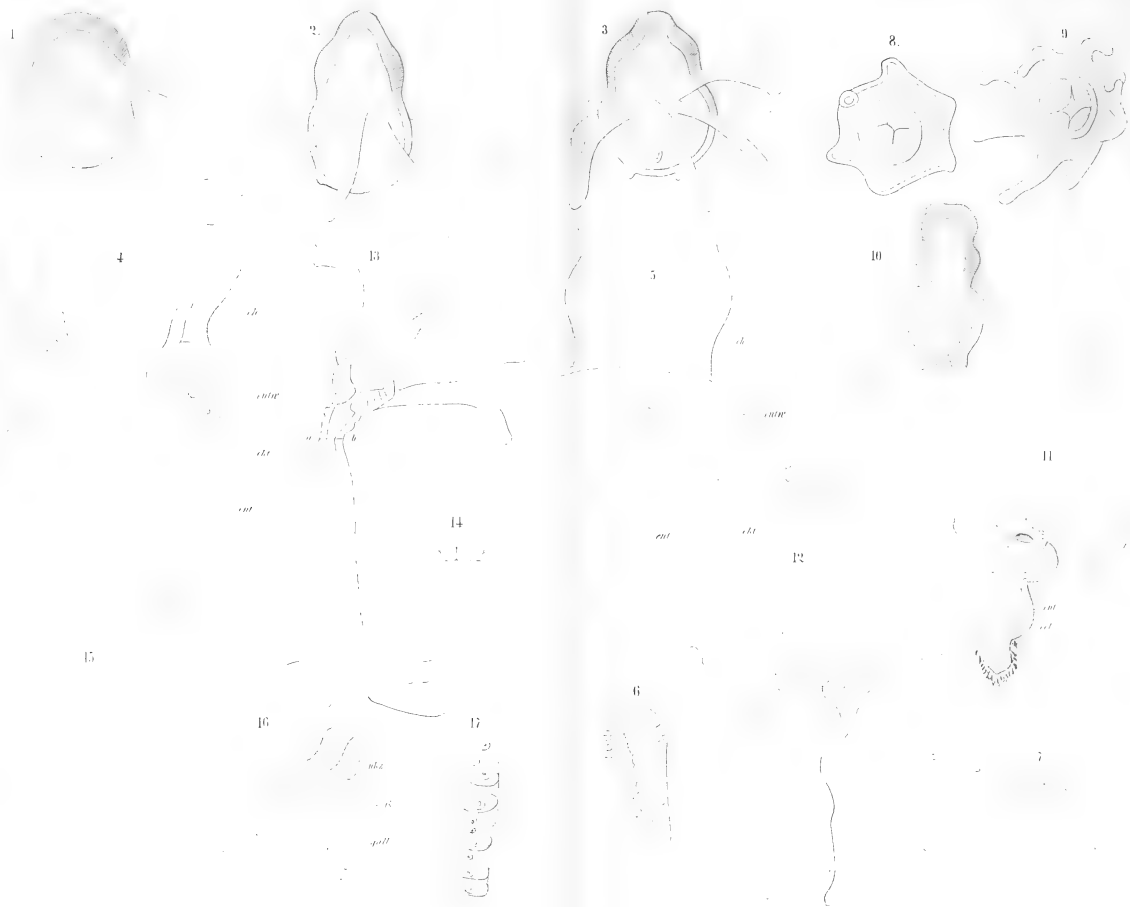












9.

1

2 (ab)

3

6

5 (ph)

abow

abow

4

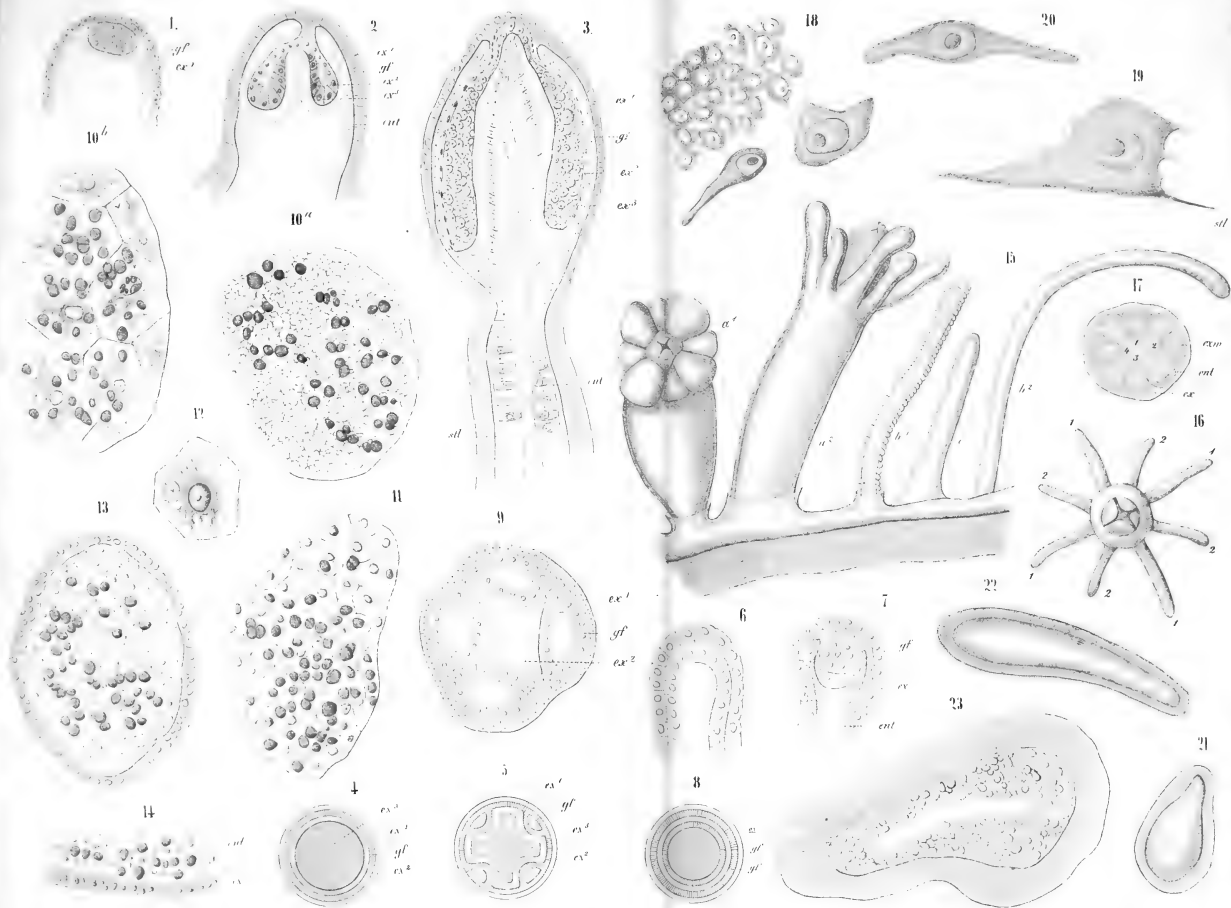
10

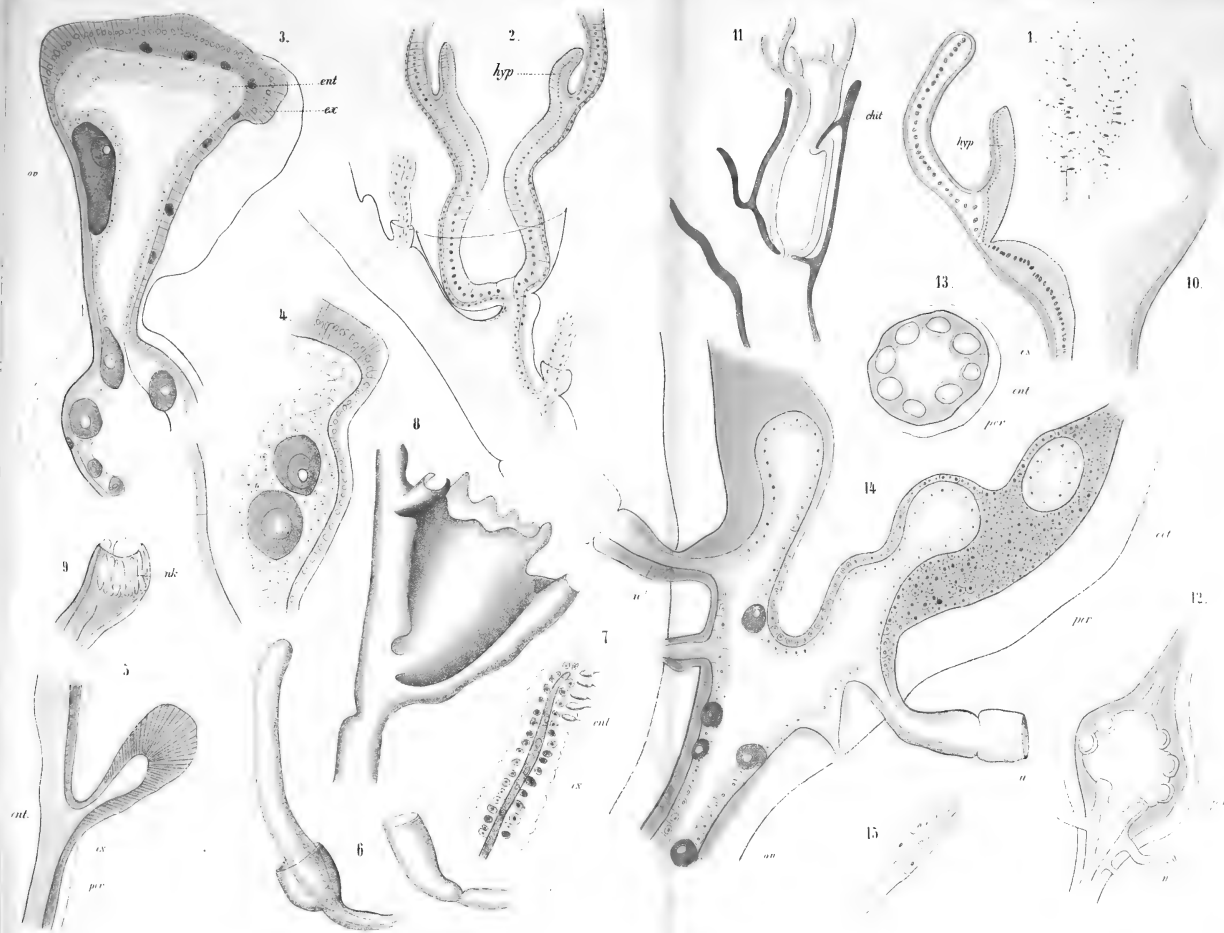
8

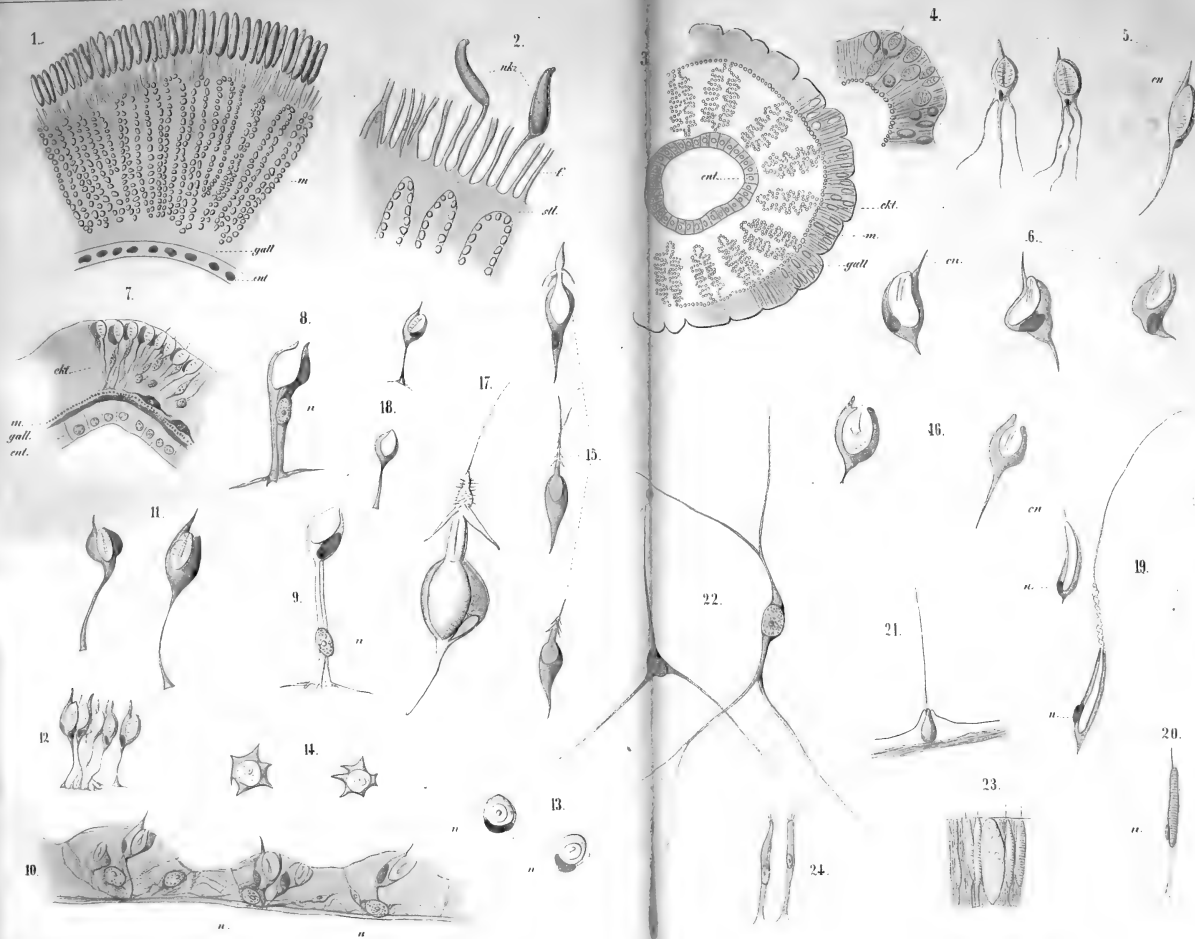
12

7 (ak ent)

11







1



2



3



5



4



6



6692. May 30. 1881.
Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medicinisch - naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Fünftehnter Band.

Neue Folge, Achter Band.

Erstes Heft.

Mit 6 Tafeln.

Preis: 6 Mark.

J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer

vormals Friedrich Mauke.

1881.



Inhalt.

	Seite
Oscar und Richard Hertwig, Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes, mit 3 Tafeln .	1
Wilhelm Breitenbach, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Schmetterlings-Rüssel, mit 3 Tafeln	151

Verlag von **Gebrüder Borntraeger** in Berlin:

Die Pflanzen-Mischlinge.

Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse

von

Wilhelm Olbers Focke.

1880, IV u. 569 S. gr. 8. geh. Preis 11 M.

Diesem Hefte liegt das 300. Bücher-Verzeichniss von **R. Friedländer & Sohn** in Berlin bei.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch - naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Fünftehnter Band.

Neue Folge, Achter Band.

Zweites Heft.

Mit 9 Tafeln.

Preis: 6 Mark.

-J e n a,

Verlag von Gustav Fischer

vormals Friedrich Mauke.

1881.

1911

1911

1911

1911

THE JOURNAL OF THE

AMERICAN MEDICAL ASSOCIATION

PUBLISHED WEEKLY

CHICAGO, ILL., U.S.A.

VOLUME 14

CONTENTS

ORIGINAL ARTICLES

- 1. The Treatment of Typhoid Fever by the Administration of Salicylic Acid
- 2. The Pathology of the Heart in the Case of a Patient with a History of Rheumatism
- 3. The Effect of the Administration of Salicylic Acid on the Heart
- 4. The Pathology of the Heart in the Case of a Patient with a History of Rheumatism
- 5. The Effect of the Administration of Salicylic Acid on the Heart
- 6. The Pathology of the Heart in the Case of a Patient with a History of Rheumatism
- 7. The Effect of the Administration of Salicylic Acid on the Heart
- 8. The Pathology of the Heart in the Case of a Patient with a History of Rheumatism
- 9. The Effect of the Administration of Salicylic Acid on the Heart
- 10. The Pathology of the Heart in the Case of a Patient with a History of Rheumatism

11. The Effect of the Administration of Salicylic Acid on the Heart

ORIGINAL ARTICLES

- 1. The Treatment of Typhoid Fever by the Administration of Salicylic Acid
- 2. The Pathology of the Heart in the Case of a Patient with a History of Rheumatism
- 3. The Effect of the Administration of Salicylic Acid on the Heart
- 4. The Pathology of the Heart in the Case of a Patient with a History of Rheumatism
- 5. The Effect of the Administration of Salicylic Acid on the Heart
- 6. The Pathology of the Heart in the Case of a Patient with a History of Rheumatism
- 7. The Effect of the Administration of Salicylic Acid on the Heart
- 8. The Pathology of the Heart in the Case of a Patient with a History of Rheumatism
- 9. The Effect of the Administration of Salicylic Acid on the Heart
- 10. The Pathology of the Heart in the Case of a Patient with a History of Rheumatism

Inhalt.

	Seite
✓ Heinrich Schneider, Ueber die Augenmuskelnerven der Gannoiden, mit 2 Tafeln	215
Otto Hamann, Die Mundarme der Rhizostomen und ihre Anhangsorgane, mit 3 Tafeln	243
✓ O. Hertwig, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere, mit 4 Tafeln	286

Bücher-Ankauf!

Grössere und kleinere Sammlungen sowie einzelne grosse Werke sucht zu guten Preisen.

Glogau Sohn, Hamburg, 23 Burstah.

Im Verlage von Gustav Fischer in Jena erschien soeben:

Handbuch
der
Vergleichenden Embryologie
von
Francis M. Balfour, M. A., F. R. S.

Mit Bewilligung des Verfassers aus dem Englischen übersetzt
von

Dr. B. Vetter.

Erster Band.

Preis: 15 Mark.

Der zweite Band befindet sich unter der Presse und wird noch vor Ende des Jahres ausgegeben werden.

Lehrbuch
der
allgemeinen und speciellen pathologischen
Anatomie und Pathogenese.

Mit einem Anhang über die Technik der pathologisch-anatomischen Untersuchung für Aerzte und Studierende.

Von
Dr. Ernst Ziegler.

I. Theil und II. Theil 1. Hälfte.

Preis: 12 Mark. Der Schluss des Werkes erscheint im Laufe des nächsten Jahres.

Diesem Hefte liegt ein Prospect über „Biologisches Centralblatt“ aus dem Verlage von **Eduard Besold** in Erlangen bei.

6692 Apr. 10. 1881

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medicinisch - naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Fünfzehnter Band.

Neue Folge, Achter Band.

Drittes Heft.

Mit 4 Tafeln.

Preis: 6 Mark.

J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer

vormals Friedrich Mauke.

1881.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 25. November 1881.



Im Verlage von **Gustav Fischer** in **Jena** ist soeben erschienen:

H a n d b u c h
der
Vergleichenden Embryologie
von
Francis M. Balfour, M. A., F. R. S.

Mit Bewilligung des Verfassers aus dem Englischen übersetzt

von

Dr. B. Vetter.

Zweiter Band, erste Hälfte.

Preis 9 Mark.

Lehrbuch
der
allgemeinen und speciellen
Pathologischen Anatomie
und
Pathogenese.

Mit einem Anhang über die Technik der patholog.-anatom.
Untersuchung.

Für Aerzte und Studierende.

Von

Dr. Ernst Ziegler.

I. Theil und II. Theil 1. Hälfte.

Preis: 12 Mark.

I n h a l t.

	Seite
Friedrich Soltwedel, Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung der hier- bei stattfindenden Vorgänge der Kerntheilung, mit 3 Tafeln	341
E. Stahl, Ueber sogenannte Compasspflanzen, mit 1 Tafel	381
Karl Bardeleben, Muskel und Fascie	390
Ernst Haeckel, Entwurf eines Radiolarien-Systems auf Grund von Studien der Challenger-Radiolarien	418

Verlag von **F. A. Brockhaus** in **Leipzig**.

Soeben erschien:

XENIA ORCHIDACEA, BEITRÄGE

ZUR

KENNTNISS DER ORCHIDEEN

VON

HEINRICH GUSTAV REICHENBACH FIL.

Dritter Band. Zweites Heft.

Tafel CCXI—CCXX; Text Bogen 4—6.

4. Geh. 8 M.

Eine neue Lieferung dieses berühmten, für Botaniker und alle Freunde der Pflanzenkunde sowie für Bibliotheken höchst wichtigen Werks.

Der erste und zweite Band, jeder 50 halbecolorirte und 50 schwarze Tafeln nebst Text enthaltend, liegen vollständig vor. Preis des Bandes 80 M.

Diesem Hefte liegt ein Prospect der **Gutmann'schen Buchhandlung** in **Berlin** bei.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medicinisch - naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Fünftehnter Band.

Neue Folge, Achter Band.

Viertes Heft.

Mit 10 Tafeln.

Preis: 6 Mark.

J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer

1882.

HUMBOLDT.

Monatl. 1 Heft von 4—5 Quartbgn.
mit Abbildungen. Preis 1 Mark.

Eine neue Monatschrift
der gesammten Naturwissenschaften f. d. Gebildeten
jeden Standes.

Herausgegeben von Dr. Georg Krebs. Verlag von Ferdinand Enke in Stuttgart.

== Probehefte in jeder Buchhandlung. Abonnements bei
allen Buchhandlungen u. Postanstalten. ==

Verlag von Eduard Besold in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Prof. Dr. M. Rees und Prof. Dr. E. Selenka

herausgegeben von

Prof. Dr. J. Rosenthal.

II. Band (oder Jahrgang).

24 Nummern von je 2 Bogen bilden einen Band (Jahrgang).

Preis 16 Mark.

Man abonnirt bei Postanstalten und in Buchhandlungen, auch
direkt bei der Verlagsbuchhandlung.

In meinem Verlage ist soeben erschienen:

Alexander Braun's Leben

nach seinem handschriftlichen Nachlass

dargestellt

von

C. Mettenius.

Mit A. Braun's Bildniss.

Preis: 12 Mark.

Berlin, den 25. Mai 1882.

G. Reimer.

J. Scheible's Antiquariat in Stuttgart.

Wir kaufen zu angemessenen Baarpreisen stets ganze Bibliotheken, wie auch einzelne werthvollere Werke; **solche aus dem Gebiete der Naturwissenschaften und Mathematik besonders bevorzugt.** Von den Fachkatalogen unseres 500,000 Bände umfassenden Antiquariats-Lagers stehen die Cataloge 137: *Naturwissenschaften (Zoologie & Botanik)*, 142: *Französische Literatur* auf Verlangen **gratis & franco** zu Diensten.

Inhalt.

	Seite
Otto Hamann, Der Organismus der Hydroidpolypen, mit 6 Tafeln und vier Holzschnitten	473
Otto Hamann, Studien über Coelenteraten, mit 2 Tafeln .	545
Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft für Me- dicin und Naturwissenschaft, für das Jahr 1881, mit 2 Tafeln (XLIV u. XLV)	1—62

Im Verlage von **Leuschner & Lubensky** in **Graz**
k. k. Univers.-Buchhandlung

erschienen soeben:

Systematische Uebersicht des Thierreiches

zum

Gebrauch bei akademischen Vorlesungen

von

Dr. med. Aug. von Mojsisovics,
a. o. Professor der Zoologie a. d. k. k. technischen Hochschule in Graz.

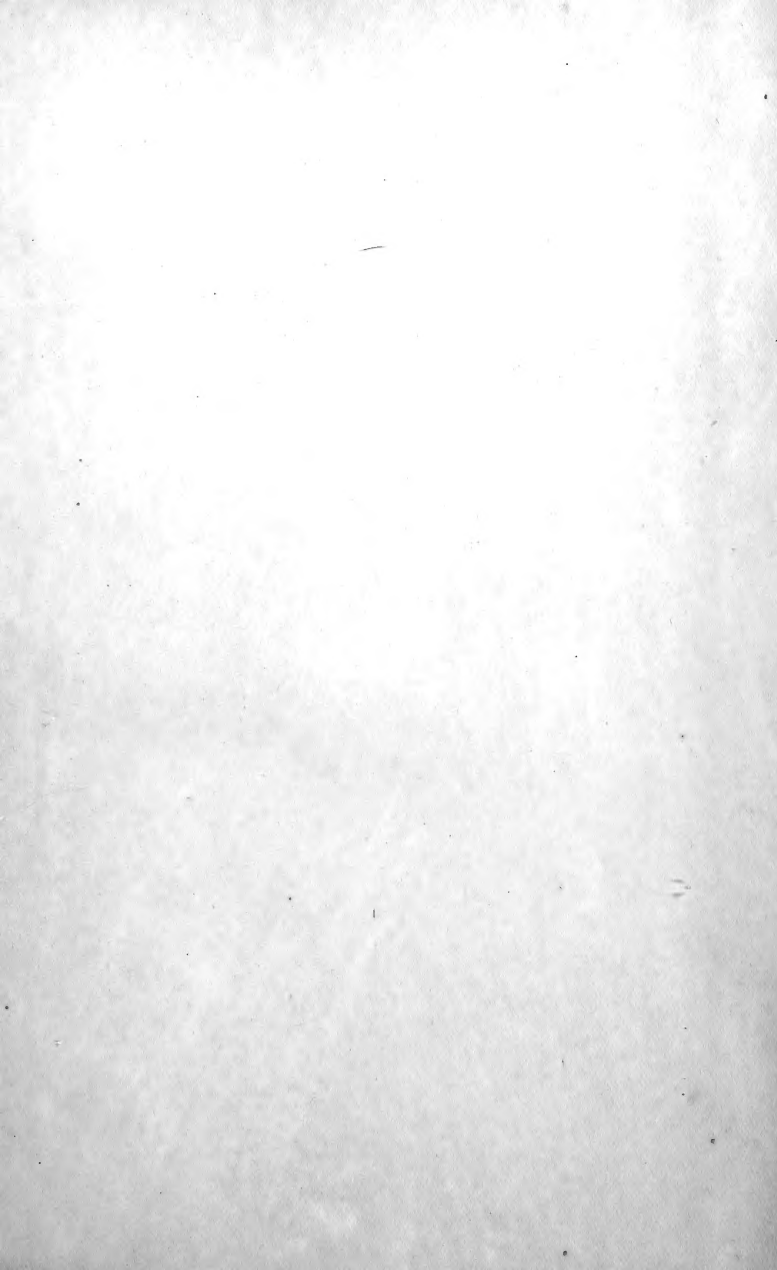
Taschen-Format. Eleg. gbd. Preis öw. f. 3 oder M. 5—.

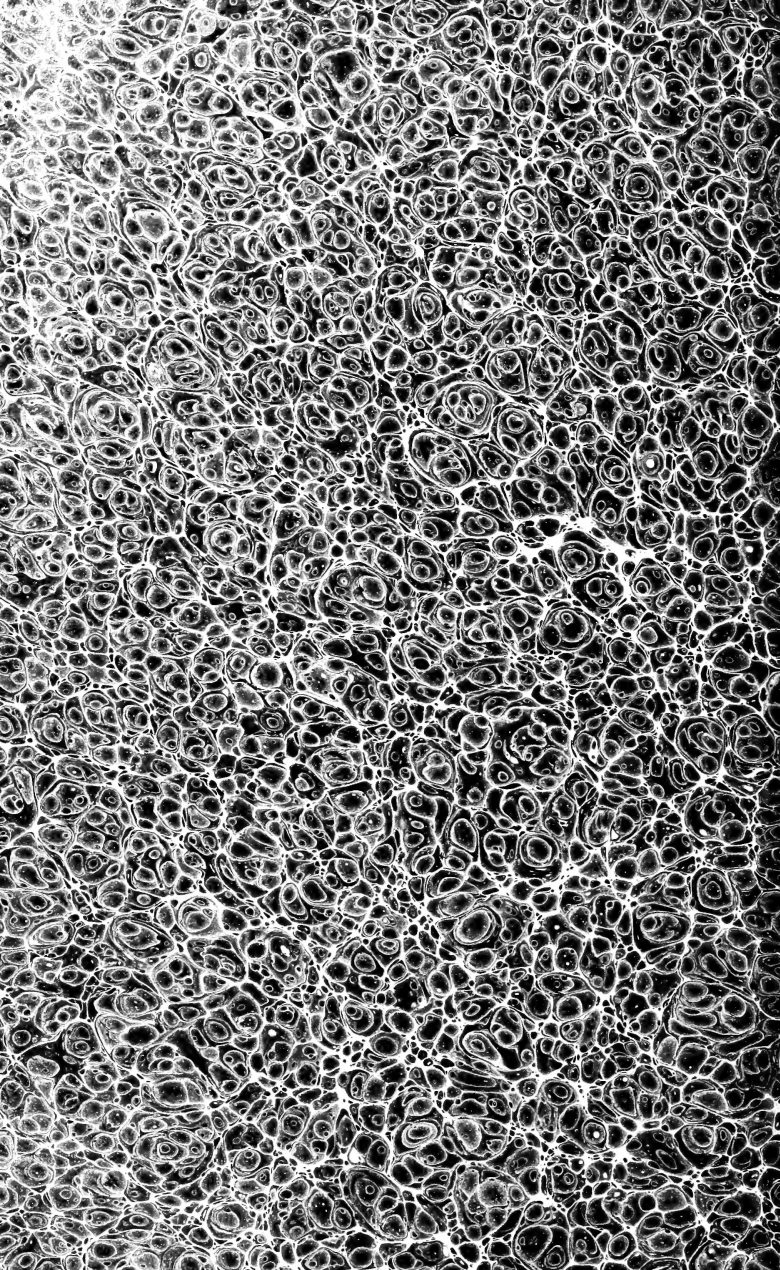
Dieses Buch will nicht nur dem akademischen Unterricht dienlich sein, indem es dem Studierenden das Nachschreiben des „Systems“ erspart und ihm rasche Auskunft erteilt über die Stellung aller typischen Gattungen, sondern es wird sich auch als Taschenbegleiter bei zoologischen Excursionen brauchbar und nützlich erweisen.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen.

S. Calvary & Co. in **Berlin W. U. d. Linden 17.**
erbitten Offerten, selbst zu hohen Preisen, von:

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, alles
was erschienen oder Bd. 1—7 apart.
Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 9 Heft 1. 2
und Bd. 10 Heft 1. 2, auch einzelne Hefte.







3 2044 072 224 348

